INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

MÉMOIRES

DEUXIÈME SÉRIE, FASC. 65

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

VERHANDELINGEN

TWEEDE REEKS, DEEL 65

TRANSFORMATIONS DES SYSTÈMES

DE

FIXATION ET DE VASCULARISATION DENTAIRES

DANS

L'ÉVOLUTION DES SÉLACIENS DU SOUS-ORDRE DES SQUALIFORMES

PAR

EDGARD CASIER

DOCTEUR EN SCIENCES,
DIRECTEUR DE LABORATOIRE
A L'INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

P 4086

INSTITUT ROYAL des SCIENCES NATURELLES de BELGIQUE

BRUXELLES

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

RUE VAUTIER, 31

1961

Distribué le 31 août 1961.

BRUSSEL

KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR NATUURWETENSCHAPPEN

VAUTIERSTRAAT, 31

1961

Uitgedeeld de 31e augustus 1961.

INTRODUCTION

L'intérêt que la connaissance approfondie de la morphologie dentaire des Sélaciens présente pour les paléontologistes et tout particulièrement pour ceux d'entre eux qui œuvrent en Paléontologie stratigraphique — ils ne disposent bien souvent que de dents isolées de ces poissons — m'a conduit à faire paraître, il y a quelques années, une série de notes sur la racine dentaire des formes les plus classiques de ce groupe (1). L'utilité de cette étude a été soulignée par C. ARAMBOURG (2), qui a d'ailleurs fait application des données qui en ont résulté à la description des nombreuses dents de Sélaciens provenant des couches à phosphates d'Afrique du Nord. Je ne pouvais recevoir plus grand encouragement à poursuivre des recherches dans cette voie.

Pour cohérent qu'il fût, le schéma que j'avais pu tirer de mes observations quant à la succession des modifications structurales au cours de l'évolution du groupe présentait encore bien des lacunes et, en particulier, il laissait dans l'ombre, ou peu s'en faut, le cas des Squaliformes (3). Certes, j'avais pu aborder l'étude du genre *Isistius*, qui en fait partie, mais restait totalement inconnue la constitution de la racine dentaire des autres Squaliformes et notamment celle, à première vue aberrante et inexplicable, du genre *Squalus*. C'est cette lacune que je m'efforcerai de combler dans le présent mémoire, qui me fournira l'occasion de formuler quelques remarques intéressant l'ensemble de l'évolution dentaire des Sélaciens.

Avec des matériaux fossiles et actuels appartenant à l'Institut, j'ai pu disposer de dents de Squaliformes provenant du London Clay et faisant partie des collections du British Museum (Natural History). Certaines particularités de leur conservation en font, au point de vue qui nous intéresse ici, des exemplaires de choix. A cet avantage que je dois à l'amabilité du Dr E. I. WHITE est venu s'ajouter celui d'avoir pu examiner la denture de divers Sélaciens crétaciques du Liban et d'autres du Paléocène au Muséum de Paris, grâce à M. le Prof[r] ARAMBOURG et M[lle] SIGNEUX. A ces aimables personnes va toute ma reconnaissance.

Plusieurs de mes récents séjours à l'étranger m'ont permis des observations utiles pour la présente étude. Je remercie M. le Président et MM. les Membres du Comité Directeur du Fonds National de la Recherche Scientifique de m'en avoir permis la réalisation par un appui financier.

---

(1) CASIER, E., 1947 *a-c*.

(2) ARAMBOURG, C., 1952, p. 130 et *passim*.

(3) En revanche, j'ai pu traiter du cas des Ptychodontes dans une étude spéciale sur l'origine de ces Sélaciens et la place à leur attribuer dans la systématique (E. CASIER, 1953).

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Les dents fossiles examinées appartiennent aux espèces suivantes :

Squalus minor (A. Daimeries), Paléocène de Belgique.
Squalus orpiensis (T. C. Winkler), Paléocène de Belgique.
Centrosqualus primaevus (Pictet), Crétacé supérieur du Liban.
Centrosqualus appendiculatus (L. Agassiz)[4], Crétacé supérieur de Belgique.
Cheirostephanus hurzeleri Casier, Miocène de la Trinité.
Isistius trituratus (T. C. Winkler), Éocène inférieur d'Angleterre.
Echinorhinus priscus C. Arambourg, Éocène inférieur du Maroc.

Ce sont, dans tous les cas, des dents isolées.

Celles prélevées sur des exemplaires de Squaliformes récents font pour la plupart partie des collections de l'Institut (Section des Vertébrés récents). En voici les espèces :

Squalus acanthias Linné.
Etmopterus niger (Bonnaterre).
Centroscymnus coelolepis Bocage et Capello.
Somniosus rostratus Riss.
Somniosus microcephalus (Bloch et Schneider).
Scymnorhinus licha (Bonnaterre).
Echinorhinus spinosus (Gmelin).

J'ai, en outre, examiné des dents de *Centrophorus* sp. appartenant au Muséum de Paris.

La structure interne a été étudiée, dans certains cas, d'après des dents incomplètes, laissant apparaître de façon très distincte des détails de cette structure. Dans un cas (*Isistius*), la minceur des dents est telle qu'elle a permis d'en observer, par transparence, les moindres détails intimes. Dans d'autres cas, des dissections et des coupes, ces dernières suivant divers plans, ont été pratiquées de façon à permettre la reconstitution schématique du tracé des canaux et cavités. Dans deux cas (*Squalus orpiensis* et *Echinorhinus spinosus*), des lames minces ont été préparées. Dans le premier de ces cas, comme il arrive généralement en présence de dents fossiles, une coloration naturelle faisant apparaître tous les détails, dispense de tout artifice; dans l'autre cas, la préparation a dû comporter la coloration à la picrofuchsine.

---

[4] Voir page 16 les raisons qui m'ont engagé à ranger « *Squalus appendiculatus* » dans le genre *Centrosqualus*.

TRANSFORMATIONS DES SYSTÈMES

DE

FIXATION ET DE VASCULARISATION DENTAIRES

DANS

L'ÉVOLUTION DES SÉLACIENS DU SOUS-ORDRE DES SQUALIFORMES

I. — MORPHOLOGIE DENTAIRE DES SQUALIFORMES [5].

Famille SQUALIDAE.

Genre SQUALUS Linné, 1758.

(Syn. : DALATIAS pp. Rafinesque; ACANTHIAS Risso.)

Caractères généraux de la dentition. — Pour la constitution d'ensemble de la dentition, voir : Bigelow et Schroeder., 1948, p. 457, fig 88 (*Squalus acanthias*). Pour l'aspect externe des dents prises isolément, voir notamment : Kerr, T., 1955, pl. I, fig. 1.

La dentition ne présente que très peu de dimorphisme : simplement une légère différence de proportions entre les dents de la mâchoire supérieure (un peu plus grandes, légèrement plus trapues et plus étroites) et celles qui leur correspondent à la mâchoire inférieure [6].

Sauf anomalie [7], il n'y a pas de files symphysaires, ni à l'une ni à l'autre mâchoire. Toutes les dents se chevauchent légèrement les unes les autres, chacune appuyant sa partie commissurale sur la partie symphyséale de la face externe de la dent de même rangée de la file suivante.

Espèces examinées. — *Squalus acanthias* L. (type du genre), *S. minor* (Daim.), *S. orpiensis* (Wk.).

Caractères externes (fig. 5*b*). — La couronne est basse, même dans le cas d'éléments de files antérieures, comprimée, à bords tranchants sur toute la hauteur, à cuspide unique

---

[5] Classification suivant L. Bertin, 1939, p. 18 (*Squaliformes* Goodrich = *Squaloidea* p.p. Regan).

[6] Cf. Arambourg, C., 1952, p. 167.

[7] C'est à l'anomalie qu'il faut attribuer la dent type de « *Ginglymostoma trilobata* » de M. Leriche (cf. Casier, E., 1947*b*, p. 10, note 24).

Une autre dent, symétrique aussi, existe dans les collections de l'Institut. Elle appartient comme celle de « *Ginglymostoma trilobata* » à *Squalus orpiensis* et représente le produit du fusionnement de deux dents parasymphysaires en une dent symphysaire anormale, mais cette fois les cuspides originelles sont restées plus individualisées que dans le premier cas.

mais large et très couchée dans le sens commissural. Le bord symphyséal de cette cuspide est rectiligne ou presque; dans certaines espèces, il est très discrètement dentelé. Le bord commissural, également droit, tombe verticalement. Cette cuspide est suivie d'un talon à bord oral arrondi. La base de la face externe se projette en son milieu sur la racine sous la forme d'un tablier simple, bien détaché. Du côté interne, la couronne s'épaissit à la base, en son milieu, pour former une protubérance (protubérance interne).

La racine est très peu élevée, à face basilaire sur un plan formant angle très marqué, aussi bien avec la face interne qu'avec la face externe, et est, par conséquent, parfaitement délimitée. Elle est subrhomboïdale, plus ou moins déprimée dans sa partie moyenne, et présente, du côté externe, deux expansions (expansions commissurale et symphyséale) auxquelles il faut ajouter une expansion plus petite, médiane, supportant la base du tablier de la couronne. Presque inexistantes chez *Squalus orpiensis*, ces expansions (e.a. et e.p.) sont au contraire relativement importantes chez *S. minor*, ainsi que chez *S. acanthias*, espèce actuelle et type du genre.

Près du bord externe et du tablier, on aperçoit une petite série (quatre ou cinq) de petits foramens — disons plutôt de pores — qui sont à regarder comme des foramens latéro-externes passés de la face externe — leur position normale — à la face basilaire. Ces pores semblent ne pas exister dans cette position chez *Squalus minor*, mais seulement chez *S. orpiensis*.

Quant au bord interne, il est plus ou moins échancré en son milieu par suite de l'existence là d'un infundibulum (fig. 5*b*, inf.) ([8]). Dans certains cas, celui-ci se réduit à un grand foramen et, alors, le bord de la racine n'est que faiblement émarginé. Dans d'autres cas, au contraire, l'ouverture est très étendue et laisse apercevoir une cavité de la racine : la cavité pulpaire.

Nous avons vu, dans un cas du moins, l'existence à cette même face basilaire de petits foramens appartenant selon toute vraisemblance au groupe des foramens externes. D'autres de ceux-ci occupent, plus loin du tablier et de part et d'autre de ce dernier, une position exactemnt marginale, festonnant délicatement le bord correspondant de la racine. D'autres, enfin, se trouvent situés, comme il est normal, à la face externe (ou labiale) même de la racine, face qui, chez *Squalus acanthias*, l'espèce actuelle, présente un plus grand développement en hauteur que chez *S. minor* et surtout que chez *S. orpiensis*, avec tendance beaucoup plus marquée au développement des expansions du bord basilaire externe (surtout la symphyséale) et une différenciation de certains des foramens latéraux ([9]). L'ensemble de ces caractères fait que la dent de *S. acanthias* tend davantage que celle des deux autres formes vers la constitution que nous verrons notamment chez *Centrophorus* et *Somniosus*. Quant à la face interne (ou linguale) de la racine, elle présente également des pores : les foramens latéro-internes.

Structure interne (fig. 1). — Des sections ont été pratiquées, suivant divers plans, sur une série de dents de *Squalus orpiensis*. Trois d'entre elles ont permis d'établir les relations des divers canaux avec la cavité pulpaire; elles sont représentées dans la figure 1.

Comme d'habitude, la distinction entre couronne et racine n'est pas possible, une limite assez précise n'existant que dans le cas de la morphologie externe. A noter aussi que la fossilisation a comporté la pénétration de sels minéraux qui teintent fortement les canaux. Ceci est particulièrement utile à l'observation mais peut dérouter quelque peu à l'examen des figures où la cavité pulpaire, vidée de son contenu organique et qui n'a pas été en compensation remplie secondairement d'éléments minéraux, apparaît en blanc, alors que les canaux dentinaires sont colorés

---

([8]) Ce détail a été figuré dans ma note 1947*b*, pl. II, fig. 3*b*, mais je l'y ai indiqué comme foramen médio-interne (f.m.i.) ce qui n'est pas absolument exact : nous verrons plus loin (p. 36) les raisons pour lesquelles je désigne aujourd'hui cette ouverture sous le nom d'infundibulum.

([9]) On les aperçoit remarquablement sur la figure donnée par KERR (*loc. cit.*).

La figure 1, A représente une dent usée artificiellement, par la base, suivant un plan parallèle à la face basilaire. On peut y voir la cavité à laquelle aboutit l'infundibulum, c'est-à-dire la cavité pulpaire, presque complètement ouverte; elle s'étend sur la presque totalité de la largeur de la dent. D'autres sections, suivant un plan parallèle au précédent mais plus profon-

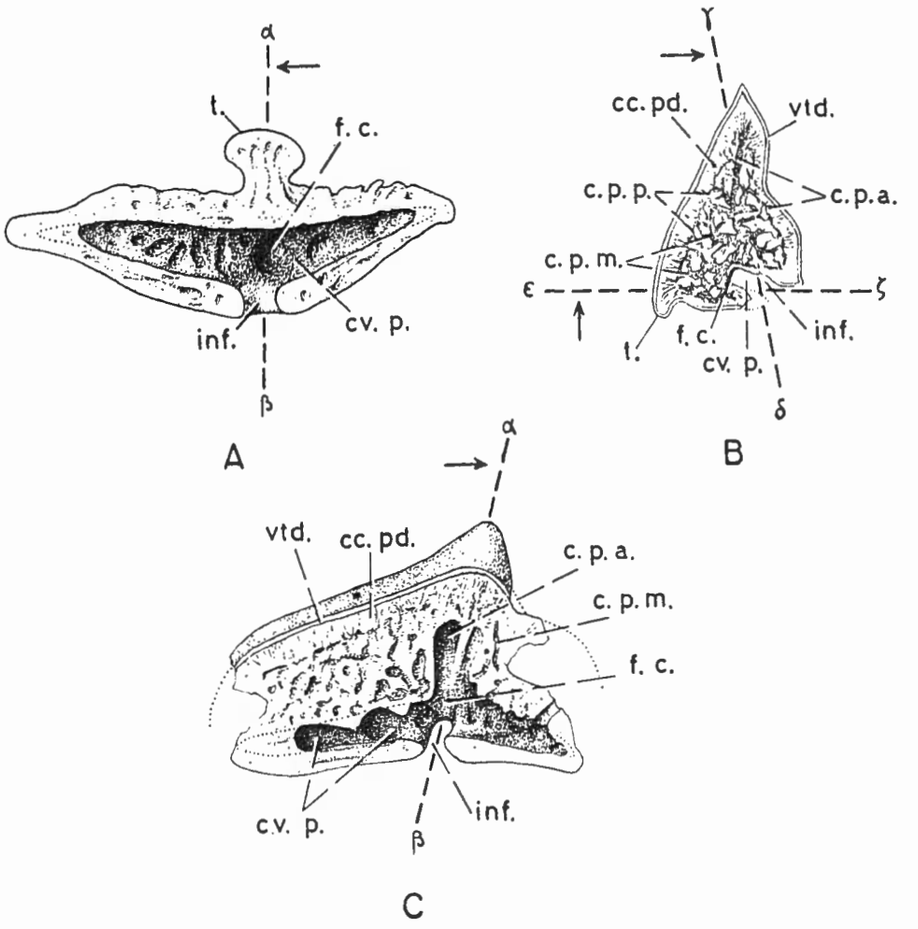


FIG. 1. — *Squalus orpiensis* (T. C. WINKLER), du Paléocène de Belgique.

A : Dent latérale, aspect du côté basilaire; la base de la racine a été abrasée de façon à découvrir la cavité pulpaire (cv.p.); le plan est celui indiqué ε—ζ sur la figure B.

B : Dent en section sagittale (d'après lame mince) suivant plan α/β indiqué sur les figures A et C.

C : Dent en section transversale, suivant plan γ/δ indiqué sur la figure B. Échelle commune : ×6.

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

dément, révèlent que certains des foramens latéro-internes (f.l.i.) communiquent de même, par un bref canal (c.l.i.), avec la cavité pulpaire. Au fond de celle-ci, ou plutôt à son plafond, puisque la dent est vue par sa base, apparaissent des pores dont un plus important, situé en regard du débouché de l'infundibulum, est le foramen de passage (f.c.) de la cavité pulpaire au canal pulpaire axial. Nous verrons plus loin qu'il faut le regarder comme le futur foramen des Rajiformes, Dasyatiformes et autres Sélaciens, et que j'ai appelé foramen central ([10]).

La figure 1, B représente une autre dent dont toute la moitié symphyséale a été enlevée. Le plan de la section est approximativement sagittal et passe par l'infundibulum ainsi que par

([10]) CASIER, E., 1947*b*, pp. 12, 32, fig. 4, 5, etc., f.c.; 1947*c*, p. 8. Il s'agit souvent d'un groupe de deux ou trois foramens.

le canal pulpaire axial dont on peut voir qu'il débouche dans la cavité pulpaire par le foramen central dont il vient d'être question. D'autres canaux pulpaires font de même, mais ils sont moins importants et leurs foramens sont également moins grands que le foramen central.

La figure 1, C montre une dent de même type, sectionnée cette fois frontalement. Le plan ne passe pas exactement par l'apex de la cuspide, mais il intéresse toutefois la presque totalité de la hauteur de la dent et nous fait voir la cavité pulpaire sectionnée perpendiculairement à son grand axe. La partie proximale du canal pulpaire axial, qui paraît double ici, est remarquablement développée.

Cette dernière section laisse apercevoir, en outre, par transparence et sur une profondeur assez appréciable, le système des canaux dentinaires de la pseudodentine comportant, avec le canal pulpaire axial déjà vu directement, des canaux disposés en tous sens, très tortueux d'ailleurs et se dilatant parfois en petites cavités, et, enfin, un système de canaux périphériques reliant les précédents entre eux.

Au moyen de lames minces, il est permis de se représenter l'ensemble de cette structure comme représentée sur la figure et de noter l'existence de zones plus périphériques de la couronne : une zone à très fins canalicules dentinaires parallèles (fibrodentine) et une autre, de revêtement, peu épaisse et sans structure apparente, qui est soit de la vitrodentine, soit un émail ([11]).

En dehors des plans dont il a été question ci-dessus, certains permettent de constater que, si les foramens latéro-internes — certains d'entre eux du moins — communiquent directement avec la cavité pulpaire, il n'en est pas de même des foramens latéro-externes qui ne sont en relations avec cette cavité qu'indirectement par l'intermédiaire de canaux dentinaires.

Genre ETMOPTERUS Rafinesque, 1810.

(Syn. : SPINAX p.p. Cuvier; SPINAX Bonnaterre.)

Caractères généraux. — Pour la figuration de la dentition, voir Bigelow et Schroeder, 1948, p. 489, fig. 93 [(*E. hillianus* (Poey)]. Type du genre : *E. aculeatus* Raf.

Le dimorphisme dentaire est très important : les dents de la mâchoire supérieure sont du type cuspidé, à denticules, peu comprimées et rappellent beaucoup, par leur forme générale mais non par la conformation de la racine, celles des Scyliorhinidés et aussi des Triakidés. De leur côté, les dents de la mâchoire inférieure ressemblent par leur couronne à celles de *Squalus*, mais leur racine est beaucoup plus haute, très comprimée et, de ce fait, lamiforme.

Espèce examinée. — *Etmopterus niger* (Bon.); récent.

Dents supérieures (fig. 2, A-B). — Ces dents, qui sont indépendantes les unes des autres, ne présentent pas de marque de chevauchement. Il y a une file symphysaire mais à éléments non différenciés, si ce n'est par une taille légèrement plus réduite. Aucune des dents latérales ne s'écarte sensiblement de la symétrie bilatérale. Leur couronne comporte une cuspide médiane érecte et très acuminée, flanquée de part et d'autre d'un denticule acéré, unciforme. La face externe, tant des denticules latéraux que de la couronne proprement dite, est fortement plissée verticalement à sa base.

([11]) Cf. Thomasset, J.-J., 1930, p. 134 (« ... et, peut-être, d'émail »).

La racine est très nettement distincte de la couronne et comprimée, en sorte que sa face basilaire se présente suivant un plan peu distinct de celui de la face interne de la dent. Les deux moitiés de son bord basilaire externe forment entre elles un angle obtus.

A la face externe, on peut voir un foramen (foramen médio-externe), à proximité immédiate du bord basilaire et à l'angle que celui-ci présente en son milieu. On y voit aussi deux petits foramens latéro-externes, un de chaque côté du foramen médio-externe, et plus rapprochés

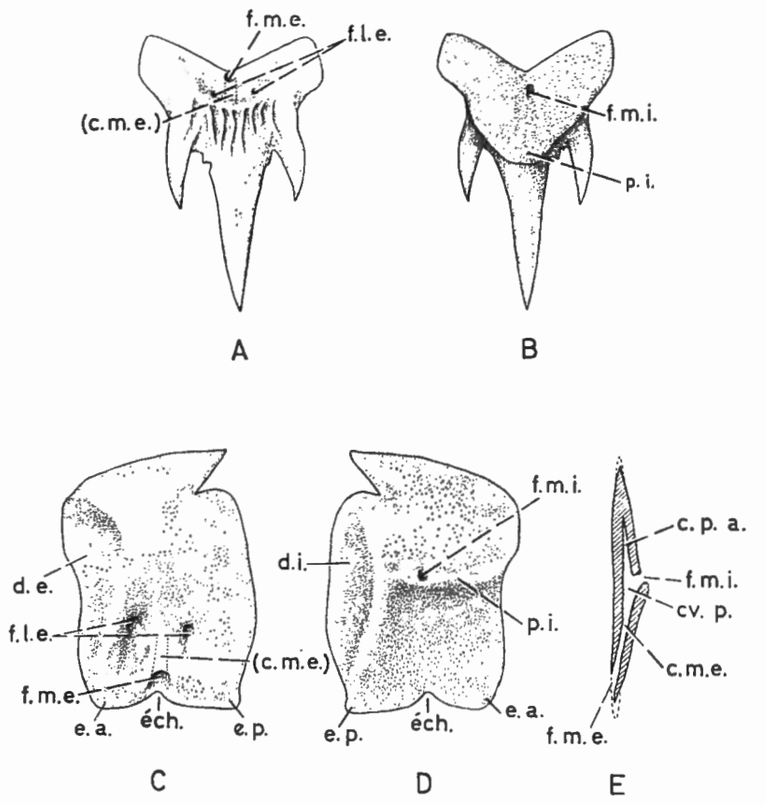


FIG. 2. — *Etmopterus niger* (BON.); actuel.

Dents de la mâchoire supérieure (A-B) et de la mâchoire inférieure (C-D) (12).
Chacune des deux dents est vue par la face externe (A et C) et par la face interne et basilaire (♂ et D). Échelle commune : ×17.
En E : section sagittale schématique de la dent de mâchoire inférieure (même échelle).

que ce dernier de la base de la couronne. La face basilaire est absolument plane mais s'étend en une expansion arrondie du côté de la couronne. Un seul foramen, le foramen médio-interne, y apparaît, pas loin du bord basilaire.

Cette racine est donc du type à deux foramens médians distincts : un foramen médio-externe situé à la base de la face externe et un foramen médio-interne à la face basilaire.

Dents inférieures (fig. 2, C et E). — Celles-ci sont toutes fortement dissymétriques, surtout en ce qui concerne la couronne; il n'y a pas de file symphysaire. Les éléments d'une même rangée se chevauchent comme chez *Squalus*.

La couronne est d'ailleurs du même type que dans ce dernier genre, mais le talon est particulièrement surbaissé et le tablier, non saillant, est écrasé et se réduit à un simple épaississement médian. En revanche, ce tablier est très étendu en hauteur.

---

(12) D'après les éléments d'un squelette entier provenant de la Méditerranée (I.R.Sc.N.B., I.G., n° 6888, rég. n° 1391 γ; dét. L. GILTAY, 1928).

La racine est particulièrement comprimée et très haute, même dans les dents les plus latérales, subrectangulaire, à bord aboral (basilaire) très tranchant et faiblement échancré en son milieu. A sa partie supérieure, la face externe présente, du côté symphyséal, une vaste dépression correspondant à l'appui sur elle de la partie commissurale de la dent précédente de la même rangée. A mi-hauteur, cette face présente deux foramens sur un alignement horizontal; ce sont deux foramens latéro-externes relativement très développés. Plus bas, tout près du bord basilaire et en son milieu, en un point correspondant ainsi à l'échancrure médiane de ce bord, un troisième foramen, un peu plus grand que les précédents, ne peut être que le foramen médio-externe.

Au milieu de la partie épaissie en une crête mousse, transversale, qui correspond à son bord interne presque effacé, la face basilaire laisse voir un foramen qui est, de toute évidence, le foramen médio-interne.

La dent étant très comprimée, une partie de sa constitution intime est visible par translucidité : on peut y voir ainsi, notamment, que, partant de la cavité pulpaire, le canal médio-externe descend pour déboucher à la base de la face externe par le foramen médio-externe. On peut donc se représenter la section sagittale passant par les foramens et canaux médians comme elle est représentée schématiquement dans la figure 2, E.

Remarques. — Deux faits sont particulièrement à retenir : l'existence de deux foramens médians, ce qui constitue une différence importante avec le cas précédent (*Squalus*), et, dans une moindre mesure, la position du foramen médio-externe à la face externe, c'est-à-dire une position primitive.

Genre CENTROPHORUS Müller et Henle, 1837.

Caractères généraux de la dentition. — Voir Müller et Henle, 1841, pl. 33 (*C. granulosus* M. et H.); Signeux, J., 1950, p. 317, fig. B (*C. adonis* Signeux).

Les dents de la mâchoire supérieure diffèrent, par leur forme générale, de celles de la mâchoire opposée mais le dimorphisme est toutefois sensiblement moins accusé que dans le cas précédent.

Espèce examinée. — *Centrophorus* sp.; récent (Mus. Nat. d'Hist. Nat., Paris).

Dents de la mâchoire supérieure. — Elles comportent une file symphysaire et toutes celles d'une même rangée se chevauchent légèrement. La cuspide est érecte et relativement étroite. Comme J. Signeux l'a noté ([13]), les dents latérales-postérieures de cette mâchoire ont une constitution montrant le passage de la forme des dents plus antérieures à celle des dents de la mâchoire inférieure.

Ne disposant pas d'exemplaire à examiner, je ne suis pas en mesure d'établir ce qu'il en est au sujet des canaux et foramens, mais, à considérer ce qui se présente pour la mâchoire inférieure et que nous verrons bientôt, il est presque certain qu'il n'y a qu'un foramen médian, ou plus exactement un infundibulum comme chez *Squalus*.

Dents de la mâchoire inférieure (fig. 3). — Il n'y a pas de file symphysaire. Les deux dents parasymphysaires de rangée fonctionnelle sont immédiatement très

([13]) Signeux, J., 1950, p. 316.

dissymétriques et chevauchent l'une sur l'autre (celle de 1re file droite sur celle de 1re file gauche). Ce chevauchement se traduit par l'existence d'une dépression de la racine au coin postéro-supérieur de sa face interne (sous le talon commissural qui présente lui-même une petite fossette).

Le type de ces dents s'apparente beaucoup à celui du genre *Squalus*, mais le tablier est sensiblement plus comprimé et non détaché. La racine surtout se distingue de celle de ce genre par sa forme comprimée et à développement plus grand des expansions externes, surtout l'expansion commissurale, tendant ainsi vers l'aspect lamiforme observé dans le cas de *Etmopterus* (dentition inférieure). On peut y voir des foramens latéro-externes disposés en séries obliques,

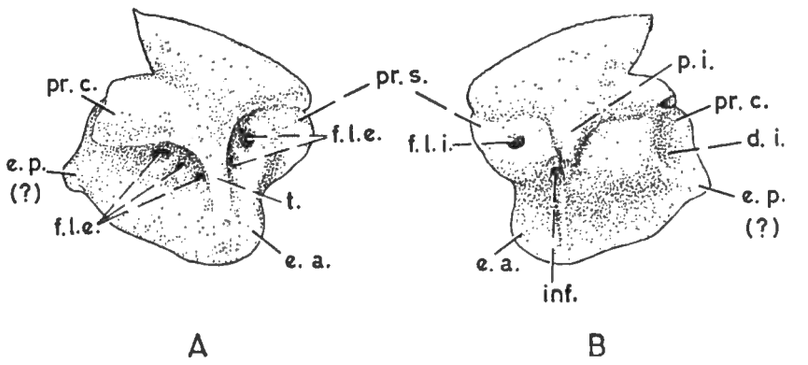


Fig. 3. — *Centrophorus* sp.; récent.
Dent de la mâchoire inférieure, vue par la face externe (A) et par la face interne (B) (×8) (14).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

de chaque côté de la face externe et de part et d'autre du tablier. Du côté interne, une ouverture apparaît, située sur le côté, en avant de la protubérance interne, et qu'il faut homologuer à l'infundibulum de *Squalus*, ainsi qu'une autre située du côté symphyséal et qui doit être un foramen latéro-interne particulièrement développé. Un vague sillon relie l'infundibulum au bord basilaire.

Genre CENTROSCYMNUS Bocage et Capello, 1864.

Caractères généraux de la dentition. — Voir Bigelow et Schroeder, 1948, p. 495, fig. 94 (*C. coelolepis* B. et C.).

Le dimorphisme dentaire est extrêmement accusé, les dents de la mâchoire supérieure étant étroites et cuspidées; celles de la mâchoire inférieure larges et à cuspide basse et couchée, à racine lamiforme. Ces dernières dents se chevauchent d'ailleurs quelque peu.

Espèce examinée. — *C. coelolepis* B. et C., espèce actuelle, type du genre (15).

Dents de la mâchoire supérieure (fig. 4, A-C et C'). — Elles comportent une file symphysaire. Dans toute la série, la couronne est monocuspidée, dépourvue de talon,

(14) D'après un exemplaire du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (A. B. 152).
(15) D'après des dents d'un exemplaire déterminé sous ce nom par L. Giltay (1928) (I.R.Sc.N.B., I.G., n° 6641, rég. n° 2179, prov. : Nice). Il y a toutefois des réserves à faire au sujet de cette détermination, car les dents de la mâchoire supérieure sont loin d'être conformes à celles figurées comme telles et sous le même nom par Bigelow et al. (*loc. cit.*), et qui se rapprochent davantage des dents correspondantes de *Somniosus*. Il ne pourrait s'agir d'un dimorphisme sexuel, les deux exemplaires, celui de Bigelow et celui de l'Institut, étant étiquetés tous deux comme femelles.

subulée (sans bords tranchants), extrêmement effilée. Sa base se divise en deux pour se prolonger sur la racine. Celle-ci est fortement échancrée à la base et présente ainsi deux branches, mais, dans sa partie basilaire interne, elle est indivise.

On peut observer la présence de quatre foramens : 1° un foramen latéro-externe, de chaque côté de la partie basilaire de la couronne, c'est-à-dire immédiatement à côté du prolongement correspondant de la couronne sur la racine. De la sorte, ces foramens latéro-externes se présentent tout à fait latéralement et apparaissent particulièrement bien lorsque la dent est vue de profil (fig. 4, B, f. l. e.).

2° deux foramens à la face basilaire, dont un au bord basilaire interne, le foramen médio-interne, et l'autre assez près du bord basilaire externe, le foramen médio-externe, relié par un sillon assez marqué (sillon externe) à l'angle de l'échancrure de ce bord. Dans le prolongement de ce sillon un canal, le canal médio-interne, relie le foramen médio-interne à la cavité pulpaire.

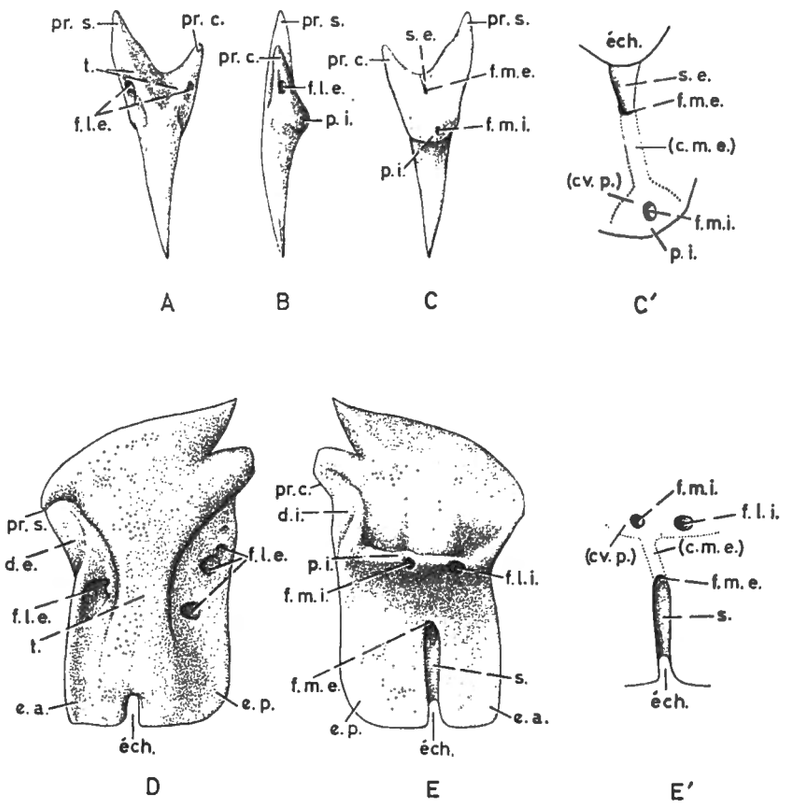


FIG. 4. — *Centroscymnus coelolepis* BOC. et CAP.

A-C : Dent de la mâchoire supérieure, respectivement par la face externe, de profil et par la face interne (×10); en C' : détail schématique de la face basilaire de la racine, partie moyenne.

D-E : Dent de la mâchoire inférieure, face externe et face interne (×10); en E' : détail schématique de la partie moyenne de la racine, face basilaire (16).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Dents de la mâchoire inférieure (fig. 4, D-E et E'). — Cette série ne comporte pas de file symphysaire. Les dents se chevauchent les unes les autres et la parasymphysaire droite s'appuie sur la parasymphysaire gauche de même rangée.

La couronne est de même type que dans le genre *Squalus* mais plus comprimée, à bord oral plus sinueux, à cuspide se relevant quelque peu et tablier écrasé, élargi et surtout très étendu vers le bas, jusqu'à mi- hauteur de la racine.

Celle-ci est lamiforme, subrectangulaire, très haute, et présente une petite échancrure médiane, étroite, à son bord basilaire qui est tranchant. A la face externe apparaissent d'importants foramens externes répartis de part et d'autre du tablier de la couronne : un du côté symphyséal, deux du côté commissural. Ces derniers sont disposés l'un au-dessus de l'autre.

La face basilaire se délimite de la face interne, quasi inexistante, par un bourrelet transversal correspondant au bord basilaire interne atténué. Ce bourrelet présente deux foramens dont il serait bien difficile de dire lequel est le foramen médio-interne et l'autre un foramen latéro-interne anormalement développé; il semble toutefois que ce soit, par sa position plus médiane, le plus petit des deux qui serait le médio-interne, tandis que l'autre serait le produit d'un développement anormal de l'un des foramens latéro-internes, car, à la face externe, nous avons vu des foramens latéro-externes présenter de même un développement inaccoutumé.

Du côté commissural, la limite de la couronne et de la racine remonte brusquement, sous le talon. Un amincissement rapide de la racine sous le bourrelet donne à la face basilaire une incurvation de haut en bas. Plus bas, à mi-hauteur, débute un sillon submédian qui se termine au fond de l'échancrure du bord basilaire, point où l'on peut apercevoir un foramen — le foramen médio-externe — où aboutit un canal — le canal médio-externe — qui relie le sillon à la cavité pulpaire, laquelle se situe au niveau du foramen médio-interne et du foramen latéro-interne dont il a déjà été question.

L'existence d'un canal médio-externe rapproche le type dentaire de *Centroscymnus* de celui de *Etmopterus* vu plus haut, mais ce canal débouche cette fois à la face basilaire.

Genre CENTROSQUALUS J. SIGNEUX, 1950.

Caractères généraux de la dentition. — Pour la figuration de celle-ci voir SIGNEUX, J., 1950, p. 318, fig. C [*Centrosqualus primaevus* (PICTET), type du genre].

Absence de tout dimorphisme dentaire entre mâchoires.

Matériel examiné.

Centrosqualus primaevus (PICTET) : trois dents isolées d'un même individu, du Crétacé de Sahel Alma (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris);

Centrosqualus appendiculatus (L. AGASSIZ) : une série de dents isolées, du Maestrichtien du Limbourg belge (I.R.Sc.N.B.).

1° **Centrosqualus primaevus** (PICTET).

La couronne dentaire présente beaucoup d'analogies avec celle de *Squalus*; on peut même dire que rien, en ce qui la concerne, ne permettrait de ranger une dent dans l'un plutôt que dans l'autre des deux genres et ce fut même la cause d'une confusion dont il sera question plus loin.

Dans ses grande lignes, la racine n'est pas non plus différente par son aspect d'ensemble de celle des formes du genre *Squalus*, seulement, et il s'agit ici d'un fait important,il n'y a pas identité du tout en ce qui concerne le nombre et la disposition des foramens médians. Chez *Centrosqualus primaevus*, on peut observer, non pas un, mais deux foramens bien caractérisés et disposés suivant l'axe de la dent : un foramen occupant la place du foramen unique de *Squalus*, c'est-à-dire sous la protubérance interne de la couronne, et un second foramen à la face basilaire, entre le premier et le bord basilaire externe.

La section sagittale permet de constater que le premier de ces foramens communique, par un canal horizontal, avec le second, mais en passant par la cavité pulpaire. Il faut regarder le premier comme étant le foramen médio-interne, et le canal auquel il donne accès, le canal médio-interne. Quant au foramen de la face basilaire, il ne peut être que le foramen médio-externe, dans une position quelque peu inattendue mais qui s'expliquera lorsque nous examinerons l'évolution qu'a subie le système des canaux dans le groupe qui nous occupe ([17]).

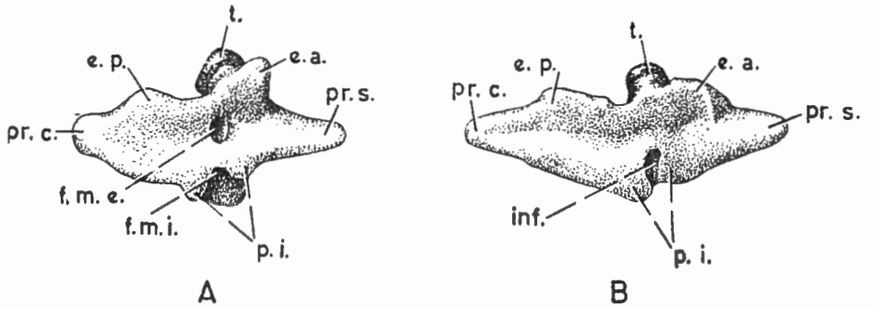


FIG. 5. — Dents : A, de *Centrosqualus appendiculatus* (L. AGASSIZ) ; B, de *Squalus orpiensis* (T. C. WINKLER), vues par la face basilaire (resp. ×10 et ×5) ([18]).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

2° Centrosqualus appendiculatus (L. AGASSIZ).

(Fig. 5, A et 6.)

Le type de cette espèce, connue seulement par des dents isolées, est du Maestrichtien du Limbourg ([19]).

Dans sa tentative d'en préciser la diagnose, M. LERICHE ([20]), qui croyait comme L. AGASSIZ avoir affaire à une forme du genre *Squalus*, n'a relevé comme justifiant sa distinction de *Squalus minor* (DAIMERIES) que des caractères qu'il est bien malaisé de reconnaître sur des éléments isolés et qui, au demeurant, me paraissent peu constants : le bord antérieur de la couronne moins arqué, le bord postérieur moins incliné, la cuspide plus redressée et la racine plus épaisse chez « *Squalus* » *appendiculatus*. En réalité, la grande variabilité de ces caractères dans chacune des deux formes eût rendu illusoire tout classement des exemplaires, n'eussent été leurs origines stratigraphiques bien différentes.

Bien plus intéressantes, plus constantes et, partant, plus propres à permettre cette distinction sont les différences en ce qui regarde la constitution de la partie médiane de la racine qui, dans la forme crétacique, présente les caractères — dualité des foramens et des canaux — observés ci-dessus chez *Centrosqualus primaevus*. En dépit de l'absence d'autres données que celles de la morphologie dentaire, on peut croire dès lors que la forme maestrichtienne de Belgique appartient également au genre *Centrosqualus* et non au genre *Squalus* ([21]).

([17]) Voir pp. 34-37.

([18]) D'après des exemplaires de l'I.R.Sc.N.B. : *Centrosqualus appendiculatus*, (L.AG.) du Maestrichtien de Zichen (Limbourg belge), I.G., n° 15525. *Squalus orpiensis* (WINK.), du Landénien de Maret (Brabant), I.G., n° 16277.

([19]) AGASSIZ, L., 1843, p. 227, pl. XXVI*a*, fig. 18 à 20. Comme l'a fait remarquer C. ARAMBOURG (1952, p. 169, note 2), il n'y a pas lieu de retenir comme appartenant à cette forme les dents figurées par AGASSIZ sous les n^{os} 16 et 17 de la même planche. Les types, ainsi que les exemplaires étudiés par M. LERICHE, en 1927, sont de la Montagne-Saint-Pierre, à Maestricht (Limbourg hollandais), mais des exemplaires assez nombreux ont été trouvés depuis avec les restes d'un *Mosasaurus*, à Zichen (Limbourg belge).

([20]) LERICHE, M., 1927, p. 204.

([21]) La coupure générique établie par M^{lle} J. SIGNEUX est fondée sur des différences étrangères à la dentition.

Dans les dents à racine étroite et cuspide peu inclinée, c'est-à-dire des éléments que l'on peut regarder à coup sûr comme ayant appartenu à des files très antérieures, sinon parasymphysaires, l'obliquité du canal médio-interne est presque nulle. Au contraire, dans celles qui présentent une forte inclinaison de la cuspide et un grand élargissement de la racine, dents à regarder comme provenant de files commissurales, le même canal présente une obliquité très marquée. Il est à noter aussi que, dans quelques exemplaires, la position du foramen médio-externe est

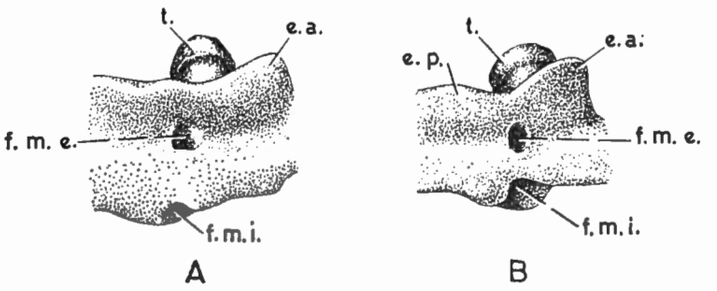


FIG. 6. — *Centrosqualus appendiculatus* (L. AGASSIZ).
Variations dans la position du foramen médio-externe (×15 env.).

plus reculée vers le bord basilaire interne que dans d'autres et que le canal médio-interne s'en trouve par conséquent raccourci d'autant, ledit foramen n'étant plus alors séparé du foramen médio-interne que par un pont peu important (fig. 6, B).

AUTRES GENRES RANGÉS DANS LA FAMILLE DES SQUALIDAE.

Parmi les genres rangés dans les Squalidés, mais dont je n'ai pu jusqu'ici disposer de matériel, il y en a cinq dont il convient de rappeler ici les caractères principaux de la dentition. Malheureusement, dans aucun de ces cas, il n'existe de données quant au système des canaux et foramens, et les figures publiées par les auteurs ne permettent aucune constatation à ce sujet.

ACANTHIDIUM LOWE, 1839.

D'après les figures de la dentition par S. GARMAN (1913, pl. 11, fig. 3 : *A. rostratum*, et fig. 7 : *A. hystricosum*), le dimorphisme est très marqué; il existe une file symphysaire à chaque mâchoire; les dents de la mâchoire inférieure sont du type *Squalus* pour ce qui concerne leur couronne mais leur racine est lamiforme et rappelle celle de *Centrophorus*.

CENTROSCYLLIUM MÜLLER et HENLE, 1841.

D'après les figures publiées par BIGELOW et SCHROEDER (1948, p. 483, fig. 91), il n'y a pas de dimorphisme appréciable entre les dents des deux mâchoires. Par leur aspect général, elles rappellent beaucoup celles des Scyliorhinidés et des Triakidés. Elles sont ainsi très peu engagées — ou même pas du tout — dans l'une ou l'autre des directions prises par l'évolution dentaire dans le groupe des Squaliformes et y sont apparemment les plus primitives.

CENTROSELACHUS GARMAN, 1913.

Je m'en tiendrai, pour ce genre, à rappeler les quelques mots écrits par S. GARMAN (1913, pp. 206 et 207), d'abord dans la diagnose du genre : « Upper teeth erect, small, short, with triangular cusp in three groups; lower teeth broader, oblique, not serrate », ensuite dans la description de *Centroselachus crepidater* : « Teeth unlike, not serrate; upper small, narrow, short, triangular, nearly erect, in a median and two lateral groups; lower broader, compressed, oblique ».

OXYNOTUS RAFINESQUE, 1810 (Syn. : PHAENOPOGON HERRE, CIRRHIGALEUS TANAKA) ([22]).

D' après la description et les figures données par HERRE (1935, fig. 1), la dentition de « *Phaenopogon* » ne présente aucun dimorphisme. Le type dentaire est celui de *Squalus*, mais apparemment à tablier plus développé et surtout plus large. La racine n'est pas apparente, ce qui indiquerait qu'elle ne présente pas plus de développement en hauteur que chez *Squalus* et *Centrosqualus* mais rend impossible tout essai d'observation de ses détails sur les figures.

SCYMNODON BOCAGE et CAPELLO, 1864.

D'après GARMAN (1913, p. 208), les caractères de la dentition de *Scymnodon ringens* BOC. et CAP. se résumeraient comme suit : « Upper teeth raptorial, subulate; lower compressed, sectorial, with a quadrangular base on which is a triangular, smoothedged, more or less oblique cusp ». Si cette description indique un dimorphisme important, analogue à celui de *Etmopterus*, elle est cependant très insuffisante pour permettre une comparaison avec les genres précédemment vus et nous laisse en tout cas dans l'ignorance complète de la morphologie détaillée de la racine.

LEPIDORHINUS BONAPARTE, 1838.

Ce genre (s. str.; type : *Squalus squamosus* BONNATERRE) serait, selon BIGELOW et SCHROEDER (1948, p. 451, note 8), synonyme de *Centrophorus*, que nous avons vu plus haut (p. 12).

([22]) HERRE note, dans un addendum à son travail de 1935 (sur « papillon » intitulé : « Ichthyological Notes ») que *Phaenopogon* est synonyme de *Cirrhigaleus*, or celui-ci est lui-même regardé par BERTIN (1939, p. 18) comme synonyme de *Oxynotus*.

Famille SCYMNORHINIDAE.

Les genres étudiés ici au point de vue dentaire sont : *Scymnorhinus*, *Isistius* et *Somniosus*. Le genre *Scymnorhinus* sera donc vu en premier lieu, non seulement parce qu'il est le type de la famille mais aussi parce que la possession de matériaux actuels permet une étude plus complète, comportant les données en ce qui regarde les relations entre eux des éléments de la dentition, alors que je n'ai pas eu l'occasion d'examiner d'exemplaire actuel du genre *Isistius*. En revanche, c'est à ce deuxième genre, mais à l'état fossile, qu'il sera fait appel pour l'étude de la structure interne des dents, parce que l'extrême compression de celle-ci permet un examen par transparence de cette structure. Ainsi que nous aurons l'occasion de le voir, à part quelques différences d'ailleurs mineures, ces deux genres sont de types dentaires quasi identiques. Au contraire, le troisième genre, *Somniosus*, s'en écarte beaucoup.

Genre SCYMNORHINUS Bonaparte, 1846.

(Syn. : DALATIAS p. p. Rafinesque, 1810; SCYMNUS p. p. Cuvier, 1817).

Pour l'ensemble de la dentition, voir Bigelow et Schroeder, 1948, p. 502, fig. 96-97 (*Dalatias licha*, Bon.). Voir aussi : W. James, 1953, pl. 2 [*Dalatias licha* (Bon.)] et H.H. Landolt, 1947, p. 347, fig. 32.

Matériel examiné. — Plusieurs mâchoires supérieures et inférieures de *Scymnorhinus licha* (Bon.), espèce actuelle, type du genre (exemplaires de l'I.R.Sc.N.B.).

Caractères généraux de la dentition. — Dimorphisme très accusé : dents de la mâchoire supérieure cuspidées; dents de la mâchoire inférieure très comprimées, lamiformes. A cette dernière mâchoire, il existe une file symphysaire et toutes les dents d'une même rangée se chevauchent, la symphysaire s'appuyant de part et d'autre sur les deux dents parasymphysaires et ces dernières, ainsi que les suivantes, s'appuyant chacune sur la dent qui la suit en allant vers la commissure.

Dents de la mâchoire supérieure (fig. 7, A-C et C'). — Leur racine est nettement échancrée à la base mais il s'agit d'un angle formé par les deux ailes (lire : les processi symphyséal et commissural), qui se sont rapprochées par transformation totale de la dent.

Dans l'angle ainsi formé par les deux ailes, il y a, en outre, une petite échancrure étroite, pareille à celle que nous avons vue dans d'autres cas (*Etmopterus*, dents de mâchoire supérieure; voir p. 10).

Aucun foramen n'apparaît à la face externe, tandis qu'à la face basilaire, qui est très plane, encore que la racine elle-même ne soit pas particulièrement comprimée, on peut en observer deux : un situé à l'extrémité de la protubérance interne, qui est nettement saillante, et l'autre au fond de la petite échancrure étroite du bord basilaire dont il a été question plus haut, ou, plus exactement, du sillon qui prolonge cette échancrure dans le sens interne (fig. 7, C'). Le premier foramen est le foramen médio-interne; le second, le foramen médio-externe. Ce dernier communique par un canal, le canal médio-externe, avec la cavité pulpaire, laquelle est aussi en communication, directe cette fois, avec l'extérieur, par le foramen médio-interne.

Dents de la mâchoire inférieure (fig. 7, D-F et F'). — La compression beaucoup plus grande de celles-ci se traduit par une déformation extrême dont je tenterai d'expliquer le processus plus loin ([23]), car cette question est à examiner d'ensemble en faisant appel aux divers cas qui s'offrent à l'observation. La couronne est en lame subtriangulaire et la racine également lamiforme, mais subquadratique. Les bords de la couronne sont délicatement dentelés; elle présente du côté commissural un petit talon supporté par un processus de la racine opposé à un autre, plus petit mais saillant, du côté symphyséal. On verra plus tard pourquoi il faut considérer ces deux processi comme étant les vestiges respectivement du processus commissural et du processus symphyséal (les « ailes ») des formes à racine encore non développée en lame mais en revanche très étendue transversalement, comme chez *Squalus* et *Centrosqualus*.

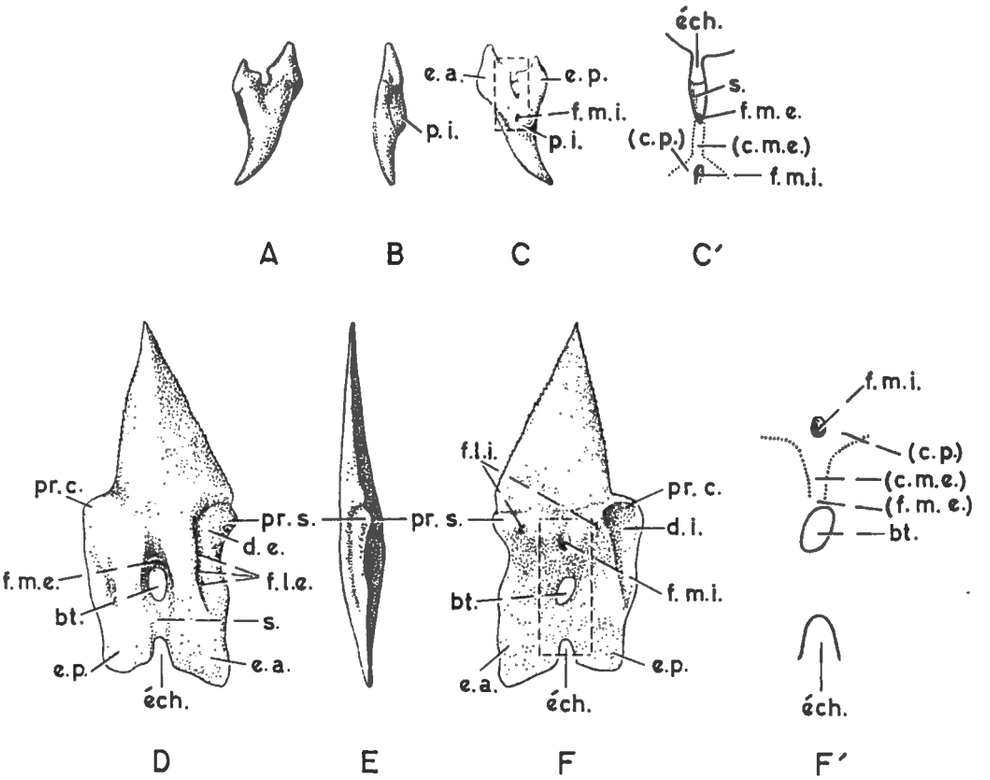


FIG. 7. — *Scymnorhinus licha* (BON.). Morphologie dentaire.

A-C : Dent de la mâchoire supérieure (3e file gauche) ([24]), vue par la face externe (A), de profil (B) et du côté interne (C) (×3 env.); en C' : détail de la partie médiane de la racine, du côté interne (schématique).

D-F : Dent latérale-antérieure de la mâchoire inférieure ([25]), vue par la face externe (D), de profil (E) et du côté interne (F) (×3 env.); en F' : détail de la partie médiane de la racine (schématique).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Du côté externe, la couronne envoie sur la racine deux prolongements faiblement saillants, encadrant une ouverture « en boutonnière » (bt.) qui traverse la dent de part en part et se poursuit distalement par un sillon vertical atteignant le bord basilaire externe. Les deux prolongements de la couronne sont, à n'en pas douter, les équivalents, ensemble, du tablier des formes

([23]) Voir p. 39, fig. 25.

([24]) D'après un exemplaire de l'I.R.Sc.N.B., V.R., I.G. n° 8912, rég. n° 2232 β (dét. A. DAIMERIES); loc. : inconnue.

([25]) D'après un exemplaire de l'I.R.Sc.N.B., V.R., I.G. n° 6888, rég. n° 2231 γ (dét. L. GILTAY, 1928); loc. : inconnue.

telles que celles qui viennent d'être citées. Quant à l'ouverture « en boutonnière », elle résulte d'une soudure incomplète des deux expansions basilaires externes de la racine, ce qui sera aussi expliqué plus loin.

A la face externe encore, remarquons, à la base de la couronne et du côté symphyséal, une petite dépression (d.e.) qui correspond au point où s'appuie une partie de la dent précédente de même rangée.

Du côté interne (fig. 7, F), nous retrouvons l'ouverture « en boutonnière », également prolongée vers le bord basilaire par un sillon vertical, mais moins important et correspondant à la soudure imparfaite des deux expansions basilaires.

A cette même face interne — ou plutôt face basilaire ayant pris une orientation interne par suite de la compression de la dent —, apparaît un petit foramen (f.m.i.) situé à proximité de la limite de la couronne et de la racine, au niveau où celle-ci présente son maximum d'épaisseur et dans l'axe reliant le sommet de la cuspide à l'échancrure du bord basilaire.

Notons encore une dépression (d.i.), située sous le talon de la couronne et qui émargine la face basilaire de la racine dans sa partie correspondant au processus commissural. Cette dépression représente le point d'appui sur la dépression externe de la dent suivante de même rangée.

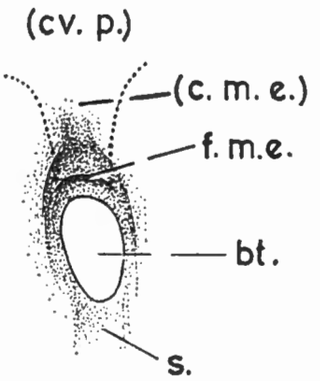


FIG. 8. — *Scymnorhinus licha* (BON.). Aspect de l'ouverture « en boutonnière », du côté externe (×10). En trait interrompu : relations, non visibles, entre le canal médio-externe (c.m.e.) et la cavité pulpaire (cv.p.).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Si nous examinons attentivement la voûte de l'ouverture « en boutonnière », par le côté externe (fig. 8), nous pouvons voir qu'elle est percée d'un foramen (f.m.e.) et, en ouvrant la dent dans sa partie allant de la base de la couronne à l'ouverture en boutonnière, nous constatons que ce foramen est le point d'aboutissement d'un canal vertical communiquant d'autre part, vers le haut, avec la cavité pulpaire, laquelle est en communication elle-même avec l'extérieur de la dent, côté interne, par le foramen médio-interne (voir schéma, fig. 7, F').

Ainsi, comme aux dents de mâchoire supérieure, nous trouvons deux foramens dont les relations avec la cavité pulpaire sont les mêmes. Toutefois, chose curieuse, tandis que nous avons vu le foramen médio-externe déboucher à la face basilaire, dans le cas des dents supérieures, aux dents de la mâchoire opposée ce débouché se fait du côté externe. D'autre part, il faut regarder la voûte de l'ouverture « en boutonnière » des dents inférieures et le sillon observé aux dents supérieures comme représentant tous deux un restant de l'ancienne face basilaire avant déformation de l'ensemble par l'acquisition de la forme comprimée, le fusionnement des deux expansions du bord basilaire externe ne s'étant pas complètement fait.

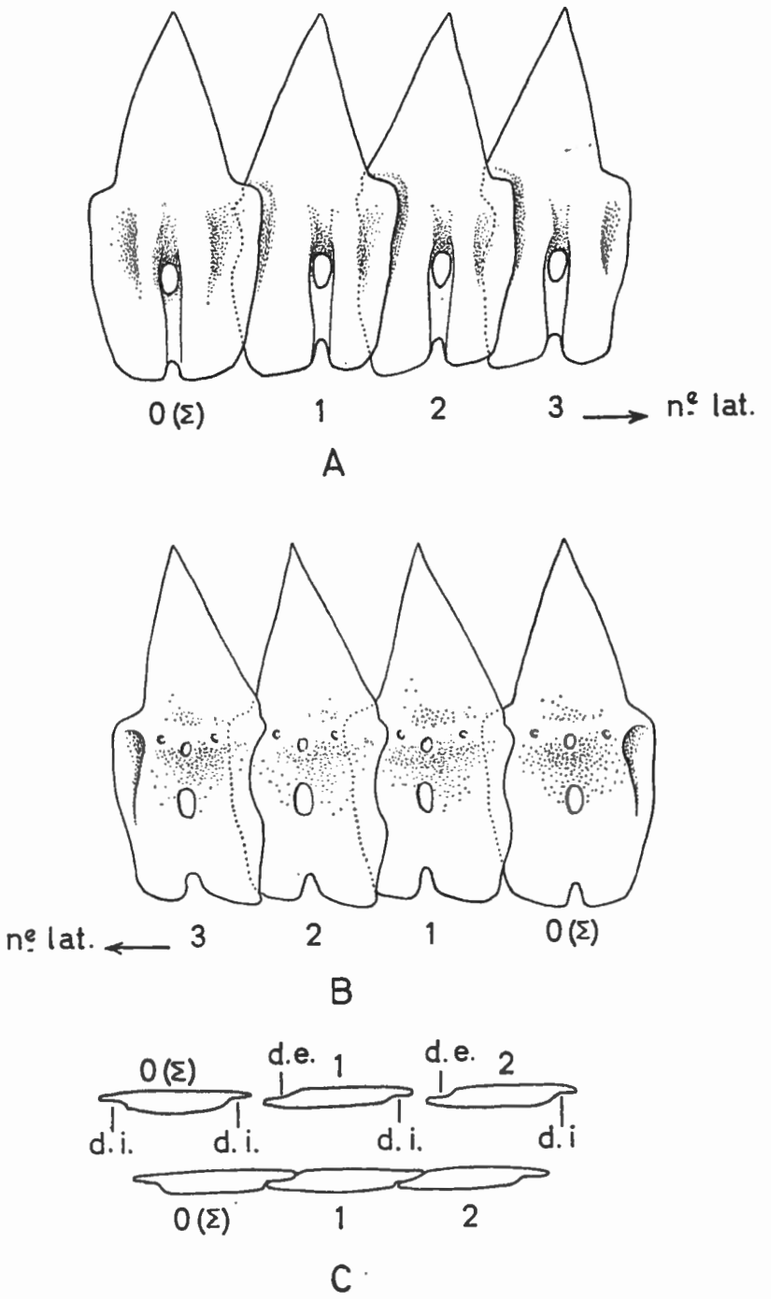


FIG. 9. — *Scymnorhinus licha* (BON.); récent.

Chevauchement des dents d'une même rangée (la rangée fonctionnelle). A : aspect externe; B : aspect interne; C : section schématique au niveau du foramen médio-interne (au-dessus, en représentant les éléments espacés et, en dessous, dans leur relations réelles).

En pointillé : le bord des parties recouvertes et par conséquent non visibles.

O(Σ) : dent symphysaire; 1, 2, 3 ... nº lat. : succession des dents latérales de plus en plus proches de la commissure; d.e. : dépression externe; d.i. : dépression interne.

Nous avons vu l'existence de deux petites dépressions de la dent, l'une externe et symphyséale (d.e.), l'autre interne et commissurale (d.i.). Ces deux dépressions se correspondent et sont nécessitées par le chevauchement l'une sur l'autre de deux dents se suivant dans la même rangée, ainsi qu'il est montré dans le schéma de la figure 9.

Les relations entre les divers foramens et canaux, d'une part, et entre ceux-ci et la cavité pulpaire, d'autre part, seront mieux mises en lumière au cours de l'étude du cas, très analogue,

d'*Isistius*, l'extrême compression atteinte dans ce cas permettant une observation de la loi quasi-totalité de la structure interne. Nous verrons d'autre part, dans un paragraphe ultérieur (pp. 39-40), quelles homologies il y a lieu de reconnaître à ces caractères et la justification, par conséquent, des désignations respectives qui leur sont appliquées ici par anticipation.

C'est apparemment au même type dentaire qu'appartiennent les dents des genres *Pseudoscymnus* HERRE ([26]) et *Scymnodalatias* GARRICK ([27]). Pour ce qui est du premier de ces genres, il est d'ailleurs regardé par BIGELOW et SCHROEDER ([28]) comme synonyme de *Dalatias*, donc de *Scymnorhinus*. Quant à *Scymnodalatias*, il présente un dimorphisme analogue à celui de *Scymnorhinus*, mais les dents supérieures ont la couronne plus effilée que dans ce genre. A chaque mâchoire il existe une file symphysaire, à éléments symétriques ou presque. Les dents inférieures sont du type de celles vues ci-dessus chez *Scymnorhinus* mais sont aussi plus élancées et ne présentent pas de dentelures marginales; le bord basilaire est horizontal mais échancré en son milieu (échancrure représentant le tiers ou un peu plus de la hauteur de la racine). Les figures de ARCHEY, reproduites par GARRICK, ne permettent malheureusement aucune observation quant aux foramens. Il est donc impossible, d'après cela, de savoir si l'analogie avec *Scymnorhinus* va jusqu'à l'identité des caractères en ce qui regarde le dispositif des foramens et canaux de la racine.

Genre ISISTIUS GILL, 1864.

Pour l'ensemble de la dentition, voir : BIGELOW et SCHROEDER, 1948, p. 510, fig. 99 (*Isistius brasiliensis* Q. et G.; type du genre).

Matériel examiné. — Dents isolées de *Isistius trituratus* (T. C. WINKLER), de l'Éocène de Belgique et du London Clay d'Angleterre.

Caractères généraux de la dentition. — Dimorphisme analogue à celui de *Scymnorhinus*. Une file symphysaire, à éléments symétriques, à la mâchoire inférieure.

Dents de la mâchoire supérieure. — Je n'ai pas eu l'occasion d'examiner de telles dents et, si les figures données par les auteurs permettent de croire à une analogie très grande avec les éléments correspondants de *Scymnorhinus*, je dois m'en tenir à l'hypothèse, toutefois hautement probable, d'une analogie aussi en ce qui concerne les détails de la structure de la racine.

Jusqu'ici, je n'ai pas reconnu dans les matériaux, cependant si nombreux, de l'Éocène de Belgique, non plus que dans ceux du London Clay que j'ai eus à l'étude récemment, de dents pouvant appartenir à la dentition supérieure d'*Isistius*, ce qui est absolument étonnant car ces mêmes matériaux comportent d'assez nombreuses dents inférieures de ce genre.

Dents de la mâchoire inférieure (fig. 10 à 13). — Ces dents sont extrêmement peu épaisses et disposées comme les dents correspondantes de *Scymnorhinus*, avec les mêmes caractères en relation avec le chevauchement : dépression symphyséale de la face externe et dépression commissurale de la face interne, intéressant principalement la racine. Ici également, les dents de file symphysaire présentent les deux dépressions du même côté (interne) ([29]).

([26]) HERRE, A. W. C. T., 1935, p. 124.
([27]) GARRICK, J. A. F., 1956, p. 555.
([28]) BIGELOW et SCHROEDER, 1948, p. 501.
([29]) J'ai figuré une telle dent symphysaire de l'Yprésien de Belgique (1946, pl. I, fig. 7, *a-b*).

La couronne est subtriangulaire, à face externe très légèrement bombée, face interne à peu près plane mais laissant vaguement apparaître une division bilatérale en deux plans. Les bords sont extrêmement tranchants, sans aucune trace de dentelures. Aucune apparence non plus de talon, ni de tablier.

La racine est lamiforme, subquadrangulaire, un peu épaissie sur toute sa largeur à proximité de la base de la couronne, du côté interne. Au même niveau, on peut voir un processus symphyséal vestigial tandis qu'il n'y a pas trace de processus commissural, ce qui correspond d'ailleurs à l'absence de talon à la couronne .

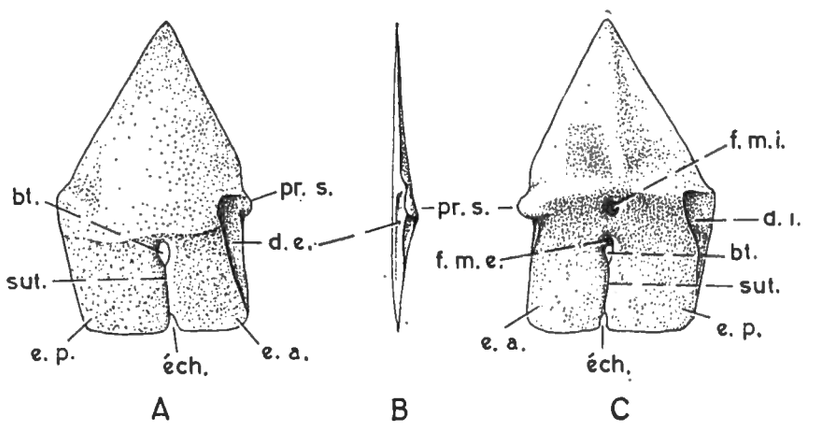


FIG. 10. — *Isistius trituratus* (T. C. WINKLER).
Dent latérale droite de la mâchoire inférieure, vue par la face externe (A), de profil, côté symphyséal (B), et par la face interne et basilaire (C) (×9) ([30]).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Vers le bas, la racine s'amincit rapidement pour se terminer distalement par un bord extrêmement tranchant, légèrement échancré en son milieu. Cette échancrure permet de distinguer, comme chez *Scymnorhinus*, les deux expansions basilaires externes incomplètement fusionnées et laissant en outre, comme dans ce même genre, une ouverture dans la partie supérieure : l'ouverture « en boutonnière » ([31]).

Deux foramens apparaissent : l'un, très petit, situé à la face interne, ou plutôt à la limite de la face interne et de la face basilaire qui, par suite de la compression, se confond avec elle (c'est aussi le niveau de l'épaisseur maxima de la racine), est le foramen médio-interne; l'autre se trouve à la voûte de l'ouverture « en boutonnière » et correspond, comme chez *Scymnorhinus* où nous l'avons vu à peu près en même position, au foramen médio-externe. Mais cette fois-ci c'est du côté interne et non pas externe que ce dernier foramen apparaît, par suite de l'inclinaison inversée de cette voûte. Toutefois, à part ce détail, la conformation est analogue.

Il n'y a pas de foramens latéraux.

La transparence partielle de certaines dents fossiles est telle qu'elle permet de voir non seulement les relations des foramens entre eux et avec la cavité pulpaire, mais aussi tous les détails de la structure intime de la couronne (fig. 11, B).

([30]) Exemplaire du British Museum (Nat. Hist.); London Clay de Bognor Regis (Sussex); B.M.N.H., n° P. 32995.

([31]) D'après les figures de BIGELOW et SCHROEDER (1948, p. 510, fig. 99), chez *Isistius brasiliensis* QUOY et GAYMARD, récent, les dents inférieures auraient une plus grande échancrure à la base et celle-ci ne ferait qu'une avec l'ouverture « en boutonnière » qui, de ce fait, n'y existerait pas comme telle.

Le foramen médio-interne conduit directement à la cavité pulpaire qui s'étend assez largement de part et d'autre mais ne constitue cependant guère qu'un carrefour d'où divergent divers canaux pulpaires.

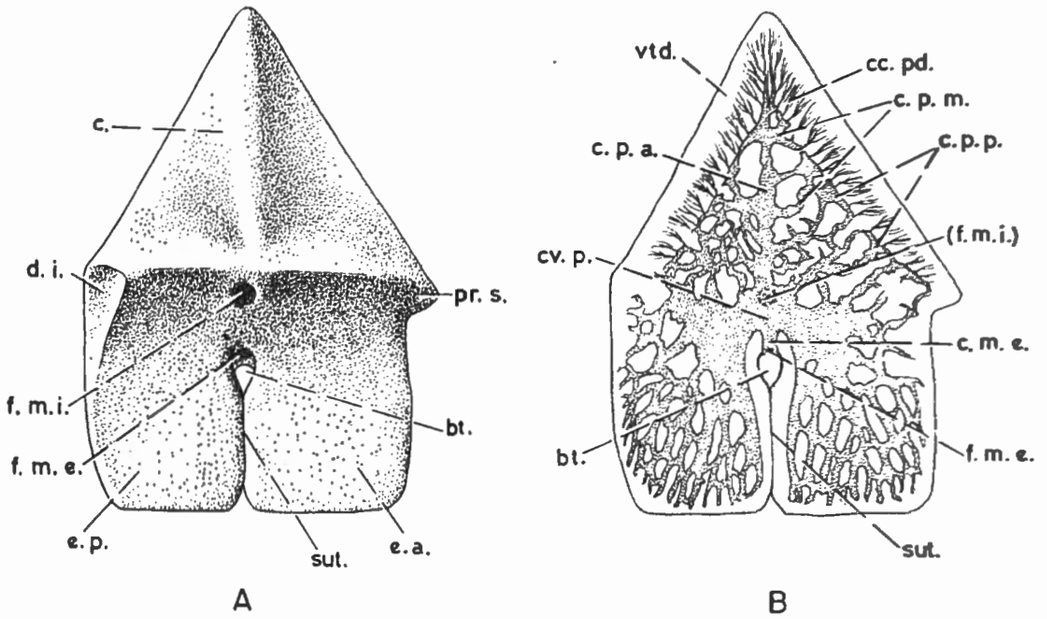


FIG. 11. — *Isistius trituratus* (T. C. WINKLER).

Aspect superficiel et structure intime d'une dent latérale de la mâchoire inférieure (×12). En A, la dent est vue par sa face interne. En B, sa structure intime est vue par transparence. Remarquer la disposition « en espalier » des canaux et canalicules dentinaires (32).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Le foramen médio-externe est le débouché distal d'un court canal vertical qui aboutit d'autre part à la même cavité pulpaire, ce qu'il est également permis de voir sur une dent sectionnée sagittalement et qui a servi à exécuter le schéma de la figure 12, B.

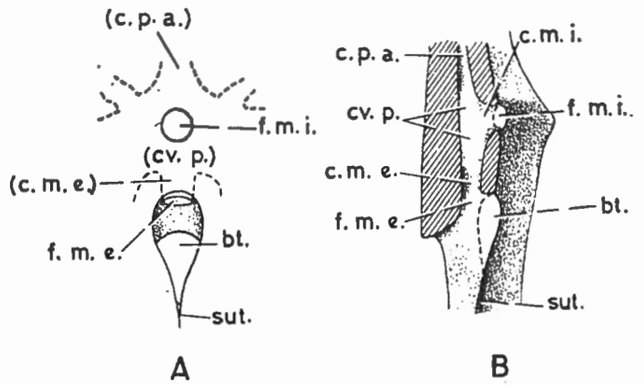


FIG. 12. — *Isistius trituratus* (T. C. WINKLER).

Détail de la région des foramens d'une dent de mâchoire inférieure. A : vue par la face interne (en traits interrompus : les cavités internes supposées vues par transparence); B : section sagittale de trois quarts (semi-schématique).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

De la cavité pulpaire partent donc des canaux pulpaires s'anastomosant pour former un réseau comportant un canal pulpaire axial (c.p.a.), des canaux secondaires (c.p.m.) et un canal

(32) Exemplaire du London Clay (Eocène inférieur) de Bognor Regis (Sussex); B.M.N.H., n° P. 32995.

périphérique (c.p.p.) qui relie entre eux les canaux secondaires. Cet ensemble de canaux et du tissu dentaire qui s'y trouve inscrit constitue une ostéodentine de type anastomosé.

Du canal périphérique partent vers les bords de la couronne de fins canalicules ordonnés dont certains se dédoublent. L'aspect de ce tissu dentaire régularisé est celui de la pseudodentine. En bordure, l'amincissement est extrême et la transparence parfaite : elle ne révèle aucune structure et nous avons affaire ici à ce qui est, pour certains de la vitrodentine, pour d'autres un véritable émail.

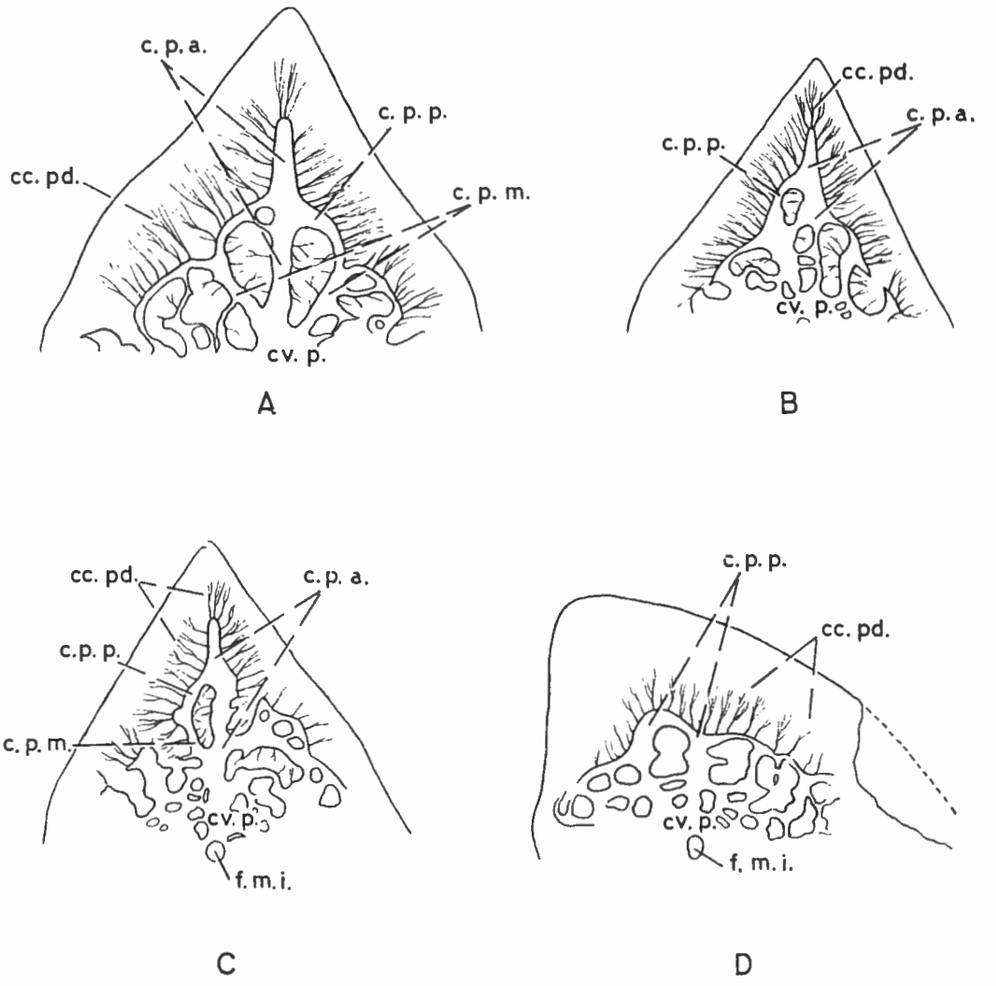


FIG. 13. — *Isistius trituratus* (T. C. WINKLER). Dents de mâchoire inférieure. Variations de la structure interne de la couronne (×15) ([33]).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

De la cavité pulpaire également partent d'autres canaux, adjacents, qui se ramifient, comme le canal axial, pour donner des canaux secondaires lesquels s'anastomosent en un réseau compliqué occupant la presque totalité de la racine mais disposés, comme le réseau des canaux pulpaires de la couronne, sur un même plan parallèle à celui de la face externe.

L'observation de cette structure par transparence est d'autant plus aisée que tous ses éléments, à peu de chose près, se trouvent ainsi dans un même plan. En effet, tandis que chez *Squalus*, nous avons vu une répartition des canaux en tous sens, cette fois-ci, par suite de l'extrême compression de la dent, cette répartition s'est trouvée modifiée et les canaux ont pris ce que l'on pourrait appeler une disposition « en espalier ».

([33]) D'après des exemplaires du London Clay (Éocène inférieur) de Bognor Regis (Sussex); I.R.Sc.N.B., I.G., n° 20165 (fig. A); B.M.N.H., n° P. 32995 (les trois autres).

Dans les dents antérieures (symphysaires ou parasymphysaires), le réseau des canaux pulpaires de la couronne est assez important et compliqué; dans ses grandes lignes il est symétrique, mais pas dans ses détails. Dans le cas des dents latérales, ce réseau diminue progressivement de hauteur en même temps qu'il devient fortement asymétrique. Dans les éléments des files commissurales (fig. 13, D), il n'est plus possible de distinguer un canal pulpaire axial et, de ce fait, il n'y a plus de sommet bien marqué à cet ensemble de canaux.

Les mêmes figures qui montrent ces variations du système pulpaire permettent aussi de constater que le canal périphérique est parfois continu (fig. 13, A), d'autres fois discontinu (fig.13, B et surtout 13, C).

Genre SOMNIOSUS Lesueur, 1818.

(Syn. : LAEMARGUS M. et H., 1837; LEIODON Wood, 1847.)

Pour l'aspect général de la dentition, voir Bigelow et Schroeder, 1948, p. 514, fig. 100 (*S. microcephalus* Bloch et Schneider).

Type du genre : *S. brevipinna* Lesueur.

Caractères généraux. — Dimorphisme dentaire très important entre les deux mâchoires : les dents de la mâchoire supérieure sont libres et plus ou moins alternantes; celles de la mâchoire inférieure se chevauchent les unes les autres; elles ne comportent pas de symphysaires; l'une des parasymphysaires s'appuie sur l'autre. Les formes respectives de ces deux groupes de dents diffèrent en outre extrêmement et d'une même façon que dans le dernier des cas dont il vient d'être question.

Espèces examinées. — *Somniosus rostratus* Riss et *S. microcephalus* (Sch.), espèces actuellement vivantes. Elles seront décrites successivement.

Somniosus rostratus Riss.

(Fig 14.)

Les dents de la mâchoire supérieure (fig. 14, A-C) sont remarquables par la forme élancée de leur couronne qui est unicuspidée, dépourvue même de talon. Latéralement, mais en dedans des bords, qui sont tranchants jusqu'à la base, se voient deux dépressions — une de chaque côté — devant correspondre à un accolement étroit des éléments de files contiguës.

La racine est plus haute que large, fortement échancrée au bord basilaire. A sa face basilaire apparaissent deux foramens disposés sur la ligne axiale, dont un grand, situé à mi-distance environ entre le fond de l'échancrure et la limite avec la couronne, et qui est à regarder comme étant le foramen médio-externe, tandis que l'autre, plus petit, situé à peu de distance du premier mais plus près de la même limite, est le foramen médio-interne.

Dans un des cas (celui représenté précisément dans la figure), il existe un foramen de plus, situé cette fois à la face externe, mais il doit s'agir d'un développement anormal et du déplacement d'un foramen latéro-externe car ce foramen n'apparaît pas sur d'autres dents de même position.

Les dents de la mâchoire inférieure (fig. 14, D-E) sont du type de celles de *Squalus*, c'est-à-dire à cuspide couchée et talon commissural important, mais à racine comprimée et s'étendant en lame vers le bas. Le bord basilaire de celle-ci présente une petite échancrure en son milieu. Du côté externe, on y voit une trace de « tablier », sous la forme d'un léger

épaississement médian de la base de la couronne; du côté symphyséal, un foramen latéro-externe assez grand (dédoublé dans le cas d'une autre dent du même individu); du côté commissural enfin, un autre foramen latéro-externe (remplacé dans une autre dent par une série de pores).

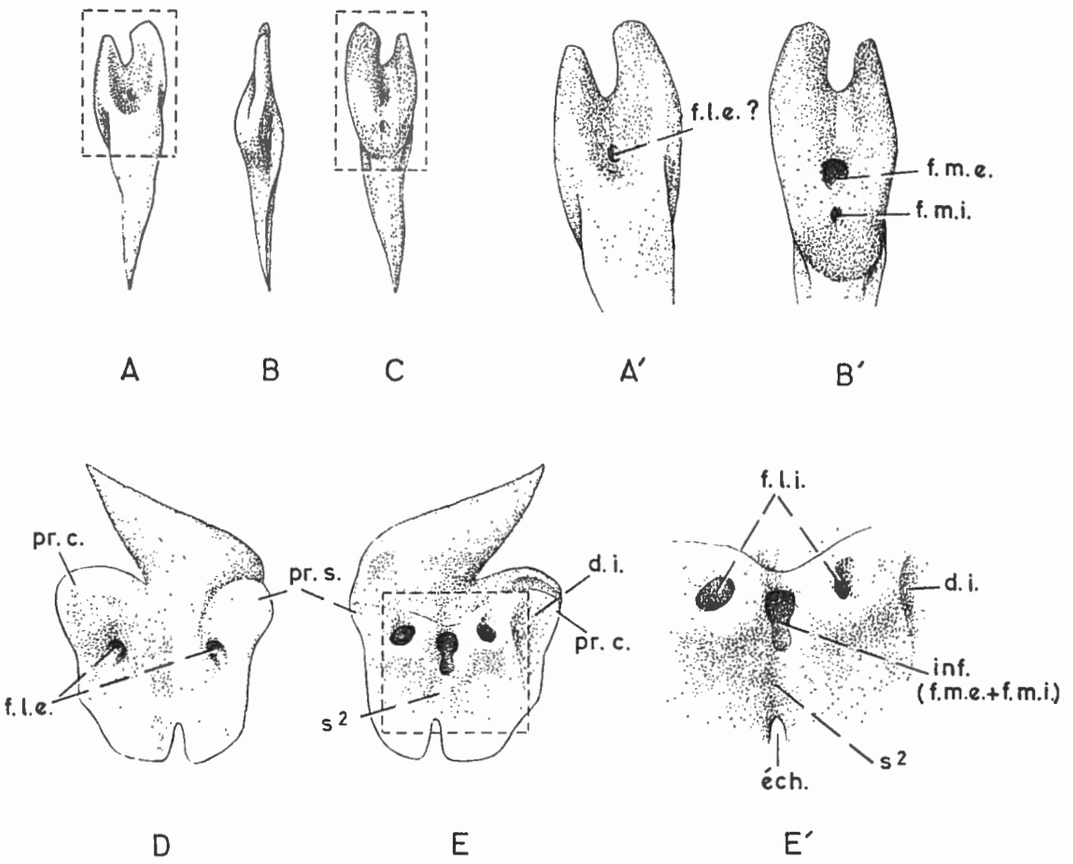


FIG. 14. — *Somniosus rostratus* RISS.; récent (34).

A-C : Dent de la mâchoire supérieure, vue par sa face externe (A), de profil (B) et par la face interne (C) (×8); en A' : détail de la racine, face externe; en B' : id., face interne et basilaire (×16).

D-E : Dent de la mâchoire inférieure, vue par sa face externe (D) et par sa face interne et basilaire (E) (×8); en E' : détail de la racine, face basilaire (×12).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

La face basilaire présente, à sa limite avec la face externe qui est très peu importante et à peine distincte d'elle, trois grandes ouvertures dont une, médiane, est à regarder comme étant le produit du fusionnement du foramen médio-externe avec le foramen médio-interne, c'est-à-dire l'équivalent de l'infundibulum de *Squalus*. De plus, on y voit, de chaque côté, un foramen latéro-interne aussi important que ceux de la face externe et presque aussi grand que le foramen médian.

Les trois ouvertures de la face basilaire donnent chacune directement dans une cavité pulpaire qui s'étend fortement transversalement. De même, les deux foramens latéro-externes communiquent, chacun indépendamment, avec cette même cavité et ils se présentent d'ailleurs en vis-à-vis avec les foramens latéro-internes (dans le cas de la dent figurée, le foramen latéro-interne de gauche est exactement à distance et au niveau du foramen latéro-externe correspondant, de sorte que la racine semble être perforée de part en part).

(34) D'après un exemplaire de l'I.R.Sc.N.B., V.R., n° 6888/2234 (dét. L. GILTAY, 1928).

Somniosus microcephalus (Bloch et Schneider).

(Fig. 15.)

A la mâchoire supérieure, les dents diffèrent assez sensiblement de celles correspondantes de *Somniosus rostratus* : leur couronne est beaucoup plus brève et leur racine relativement beaucoup plus grande, ceci sans préjudice de certaines particularités qui vont être passées en revue.

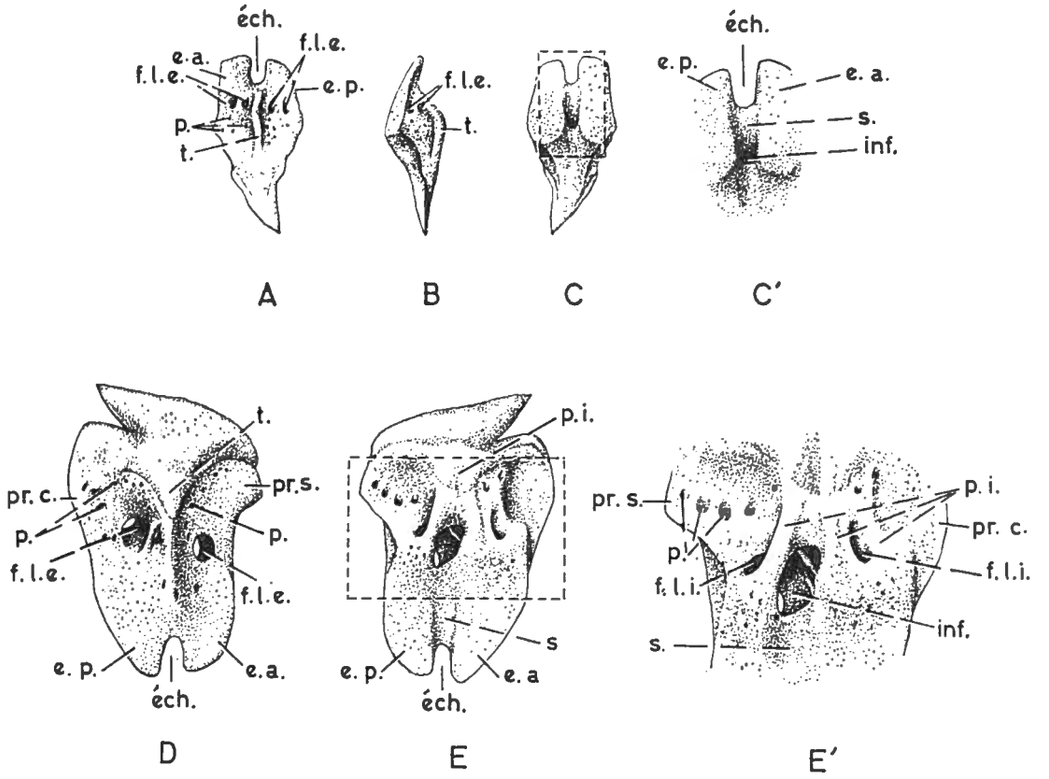


FIG. 15. — *Somniosus microcephalus* (SCH.). Époque actuelle ([35]).

A-C : Dent de la mâchoire supérieure, vue par sa face externe (A), de profil (B) et par sa face interne et basilaire (C) (×4); en C' : détail de la face basilaire de la racine (×6).

D-E : Dent de la mâchoire inférieure, vue par sa face externe (D) et par sa face interne et basilaire (E) (×4); en E' : détail de la face basilaire de la racine (×6).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Du côté externe, on peut apercevoir une crête médiane verticale, étroite mais très saillante. Elle part de la base de la couronne pour s'accentuer jusqu'en un point moyen où elle présente un sommet à partir duquel elle s'atténue tout aussi progressivement mais atteint cependant l'échancrure du bord basilaire. De part et d'autre de la crête, qu'il y a peut-être lieu de regarder comme l'équivalent du tablier d'autres formes, se voient des pores (dans la partie proximale) et des foramens : deux de chaque côté, en alignement horizontal, à mi-hauteur de la racine et relativement très importants. Ce sont les foramens latéro-externes.

Par suite de la compression générale de la dent, la face basilaire de sa racine se présente orientée dans le sens interne. Cette fois, elle est divisée en deux par un sillon longitudinal qui pourrait faire croire à une constitution du type de celle qui se présente dans les formes au stade holaulacorhize (Scyliorhiniformes et Batoïdes) mais qui résulte apparemment d'une convergence

([35]) D'après un exemplaire de l'I.R.Sc.N.B., V.R., n° 6888/2233 (dét. L. Giltay, 1928).

dont l'origine fera l'objet d'un examen ultérieur ([36]). A l'extrémité interne de ce sillon apparaît une ouverture qui, selon l'explication qui en sera donnée plus loin, est l'homologue de l'infundibulum vu dans des formes précédentes.

Les dents de la mâchoire inférieure sont moins différentes des dents correspondantes de l'espèce précédente. Remarquons toutefois un plus grand développement en hauteur de la racine.

Du côté externe, nous retrouvons une série de foramens latéro-externes dont un grand, de chaque côté, et d'autres, principalement disposés entre les précédents et le bord basilaire de la couronne. A vrai dire, ces derniers sont plutôt des pores que des foramens dignes de ce nom.

A la face basilaire, dont le plan se confond avec celui de la face interne par suite de la forte compression de l'ensemble, les foramens sont également nombreux. Outre une série de pores disposés en un alignement horizontal, ils comprennent un foramen médian bien caractérisé placé plus bas et, de part et d'autre de celui-ci, séparé de lui par un fort pilier descendant de la protubérance interne et qui en est apparemment une expansion, un foramen latéral. Un troisième pilier sépare le foramen latéro-interne commissural de la dépression commissurale interne. Les trois foramens, surtout le médian, sont relativement grands et laissent même apparaître en partie, à claire-voie, une vaste cavité transversale qui n'est autre que la cavité pulpaire. Le foramen médian doit être l'équivalent de l'ouverture vue aux dents correspondantes de *Somniosus rostratus* et que j'ai donnée pour l'infundibulum. Un sillon s'ébauche sous lui et s'étend jusqu'à l'échancrure basilaire, contribuant avec celle-ci à diviser la partie inférieure de la racine en deux branches assez distinctes.

Remarques. — Bien qu'attribuées toutes deux au même genre *Somniosus* ([37]), les deux formes qui viennent d'être examinées diffèrent notablement, surtout par l'aspect de leurs dents supérieures et, en outre, par certains détails concernant leurs foramens.

La première, *Somniosus rostratus*, possède un foramen médio-externe et un foramen médio-interne distincts aux dents de la mâchoire supérieure, mais ce n'est pas le cas à la mâchoire inférieure où une seule ouverture apparaît à la face basilaire, encore qu'on puisse y déceler les traces d'un dédoublement. Quant à la seconde espèce, *S. microcephalus*, elle présente aux deux mâchoires un seul foramen de la face basilaire. Une différence toutefois entre les deux dentitions, supérieure et inférieure, dans cette dernière espèce, c'est le développement beaucoup moins marqué du sillon dans le cas de la mâchoire inférieure.

Chez *Somniosus crenulatus* Arambourg, du Paléocène du Maroc ([38]), l'échancrure basilaire est beaucoup plus importante et intéresse ainsi une beaucoup plus grande partie de la racine.

Les dents de cette espèce présentent en outre un caractère qui ne se voit pas dans les deux espèces récentes étudiées ici : une fine dentelure marginale de la couronne. Enfin, si Arambourg ne cite qu'un foramen et qu'on peut en déduire une analogie avec les cas ci-dessus (un infundibulum et non des foramens médio-externe et médio-interne distincts), en revanche il est à noter que l'espèce néocrétacique ne présente aucun développement des pores latéraux en foramens latéraux comme nous l'avons constaté dans les deux formes récentes.

Certains autres genres, *Heteroscymnus* Tanaka, *Heteroscymnoides* Fowler et *Euprotomicrus* Gill., auraient dû être aussi examinés au point de vue dentaire, mais il ne m'a pas été possible d'en voir des exemplaires.

([36]) Voir p. 49.
([37]) Réserves faites quant aux déterminations de L. Giltay.
([38]) Arambourg, C., 1952, p. 172, pl. XXVII, et fig. 34 à 37, 38, dans le texte.

Famille ECHINORHINIDAE.

Genre ECHINORHINUS Blainville, 1816.

(Syn. : GONIODUS L. Agassiz, 1843.)

Pour la figuration de la dentition dans son ensemble, voir Bigelow et Schroeder, 1948, p. 526, fig. 102 [*E. brucus* (Bon.)].

Caractères généraux de la dentition. — Pas de dimorphisme entre mâchoires. Pas de chevauchement; les dents sont cependant très comprimées. Absence aussi de files symphysaires.

Deux espèces seront examinées :

Echinorhinus spinosus (Gmelin), espèce actuelle, type du genre.
Echinorhinus priscus Arambourg, de l'Éocène inférieur du Maroc ([39]).

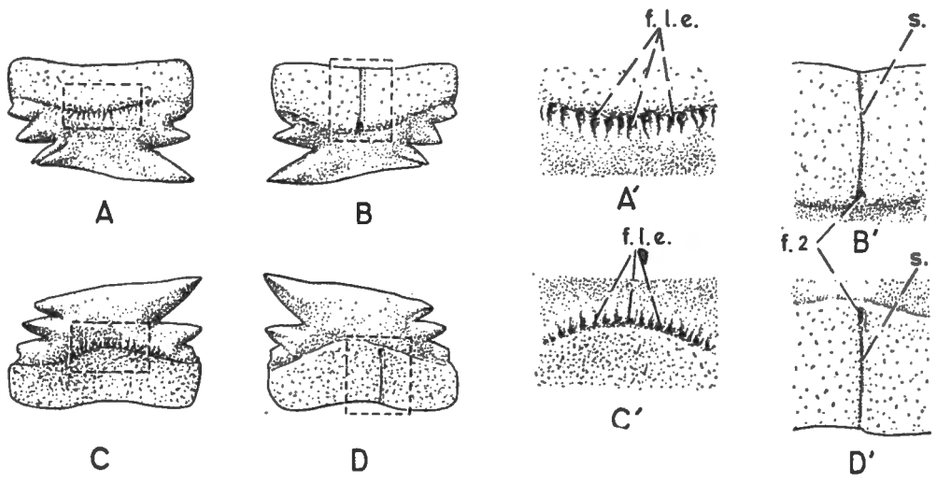


Fig. 16. — *Echinorhinus spinosus* (Gm.). Récent. Morphologie dentaire ([40]).

A-B : Dent de la mâchoire supérieure (5e file gauche), vue par la face externe (A) et par la face interne et basilaire (B) (×2); en A' : détail de la partie mésiale de la base de la couronne, face externe (×4); en B' : détail de la partie mésiale de la racine, face basilaire (×4).

C-D : Dent de la mâchoire inférieure (4e file gauche), vue par la face externe (C) et par la face interne et basilaire (D) (×2); en C' : détail de la racine, face externe, région mésiale (×4); en D' : détail de la racine, face basilaire, région mésiale (×4).

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

1. — Echinorhinus spinosus (Gmelin).

(Fig. 16.)

Toutes les dents ont la couronne très asymétrique, à cuspide principale très couchée, comme chez *Squalus*, mais flanquée de cuspides secondaires, également très couchées.

La racine est particulièrement comprimée et sa face basilaire, ramenée par cette compression sur un plan ne formant qu'un angle faible avec celui de la face externe de la dent, est absolument plane. Sa forme est subrectangulaire dans les dents antérieures et progressivement

([39]) Arambourg, C., 1952, p. 174, pl. XXVII, fig. 17 à 25. Observations faites au Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

([40]) D'après un exemplaire de l'I.R.Sc.N.B., V.R., n° 6888/2235 (dét. L. Giltay, 1928).

parallélogrammatique dans les latérales. A la face externe n'apparaît aucun foramen différencié, mais seulement une rangée transversale de pores situés à la limite avec la couronne, à la base de très petits plis verticaux que celle-ci présente dans sa partie proximale (fig. 16, A' et C', f.l.e.).

A la face basilaire, un foramen petit mais néanmoins bien caractérisé se situe immédiatement en bordure de la limite de la racine avec la couronne. Un étroit sillon rectiligne relie ce foramen au bord basilaire, perpendiculairement à celui-ci. Le foramen, ainsi que le sillon, sont situés en principe à mi-largeur de la racine. Par anomalie, dans le cas de la dent inférieure de la figure 16, C-D, ils sont placés beaucoup plus près de l'extrémité symphyséale de la racine que de son extrémité commissurale (fig. 16, D et D').

Nous verrons plus loin que le foramen unique de ces dents est à homologuer à l'infundibulum de *Squalus* et que le sillon est, non pas l'équivalent du sillon externe des formes batoïdes, mais un sillon acquis secondairement.

2. — Echinorhinus priscus C. Arambourg.

(Fig. 17.)

Les caractères de la couronne sont moins accusés que chez *Echinorhinus spinosus*.: la cuspide principale n'est accompagnée que d'un talon, ce qui rapproche davantage cette couronne de celle des genres *Squalus* et *Centrosqualus*.

La racine est du type de celle décrite chez *Echinorhinus spinosus* mais présente quelques particularités dans le détail de sa face basilaire. Nous y retrouvons un foramen relativement important, près de la limite de la couronne et de la racine, avec, en plus, de part et d'autre de

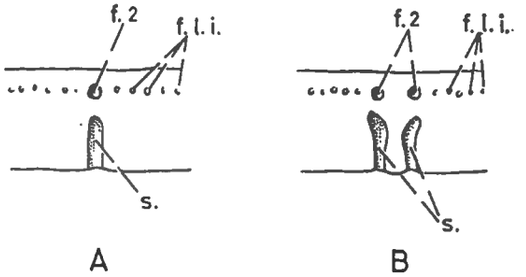


Fig. 17. — *Echinorhinus priscus* Arambourg. Éocène inférieur du Maroc (41).
Aspect de la région mésiale de la racine de deux dents, vues par la face interne (×4 env.). Dans le cas de la figure B, il y a dédoublement anormal du foramen et du sillon.
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

ce foramen, une rangée de pores dans le même alignement parallèle à cette limite. Nous retrouvons, de même, un sillon situé à la même distance que le foramen des extrémités latérales mais débutant cette fois-ci, non pas au foramen, mais en un point beaucoup plus rapproché du bord basilaire. La présence d'une échancrure de ce bord est plus constante et cette échancrure plus marquée que dans le cas précédent.

L'une des dents de cette espèce présente un dédoublement du foramen et du sillon (fig. 17, B). Il y a donc eu, dans ce cas, qui constitue à n'en pas douter une anomalie, un double système axial de vascularisation.

---

(41) D'après des exemplaires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

Genre CHEIROSTEPHANUS E. CASIER, 1958.

Pour le détail de la morphologie de l'unique reste actuellement connu de ce genre, une dent de *Cheirostephanus hurzeleri* CASIER, je renvoie le lecteur à ce que j'en ai donné dans un mémoire récent ([42]). Je ne reviendrai que sur les particularités de la racine intéressantes pour la recherche de ses rapports avec les types divers vus jusqu'ici.

Cette racine est subtrapézoïdale et comprimée. Du côté externe (fig. 18, A), on ne peut voir que des pores disséminés entre les multiples digitations de la base de la couronne, ainsi qu'entre les plus excentriques de ces digitations et le talon correspondant de la couronne. Les digitations en question sont, de façon évidente, le résultat d'une subdivision du tablier. Quant aux pores, s'ils sont à assimiler aux foramens externes, ils sont indifférenciés et il n'y a donc pas de foramen médio-externe à proprement parler.

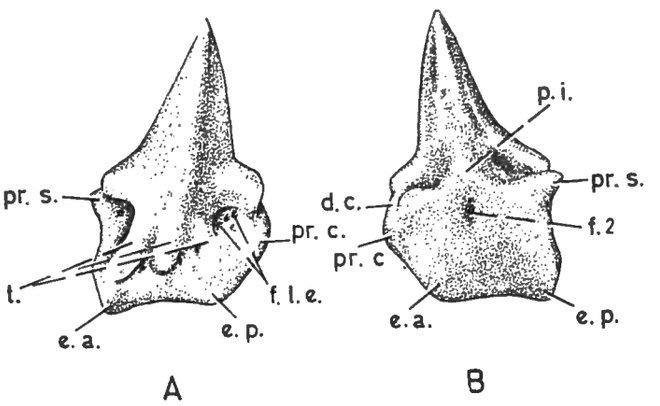


FIG. 18. — *Cheirostephanus hurzeleri* E. CASIER. Formation de Bissex Hill (Miocène inférieur) de la Barbade.
Dent vue par la face externe (A) et par la face interne et basilaire (B) (×12) ([43]).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

A la face basilaire, qui est plane (fig. 18, B) et dont les expansions symphyséale et commissurale du bord externe sont peu marquées, n'apparaît qu'un seul foramen, mais celui-ci est relativement grand. Comme dans le cas de *Echinorhinus*, je le regarde comme étant le produit du fusionnement du foramen médio-externe avec le foramen médio-interne, et je le désigne de même comme foramen médian secondaire (f. 2). Une petite dépression commissurale (d.c.) indique un léger chevauchement entre eux des éléments successifs d'une même rangée. Sur cette dépression devait trouver appui le processus symphyséal (pr. s.) de la dent suivante. Nous verrons plus loin (pp. 42 et 53) comment peut s'expliquer cette constitution de la racine, ainsi que les relations phylogéniques de cette forme, à première vue aberrante, avec les Échinorhinidés.

([42]) CASIER, E., 1958, p. 31, pl. 1, fig. 13, et fig. 3 dans le texte.
([43]) D'après la dent-holotype et unique exemplaire (*loc. cit.*); Musée d'Histoire naturelle de Bâle.

II. — LES TRANSFORMATIONS STRUCTURALES DENTAIRES DANS LE SOUS-ORDRE DES SQUALIFORMES.

Ainsi qu'on peut le voir par ce qui précède, le polymorphisme dentaire, remarquable chez l'ensemble des Sélaciens, l'est tout particulièrement dans ce sous-ordre des Squaliformes, important d'ailleurs par le nombre des types qui le constituent.

Si l'on veut chercher à établir quelles sont les relations entre eux de ces divers types, parfois en apparence si éloignés les uns des autres, il faut tout d'abord s'attacher à reconstituer l'histoire évolutive de chacun des caractères ou groupes de caractères, de façon à en dégager les homologies. Ceci justifiera, *a posteriori*, les appellations que j'ai appliquées dans le texte de la première partie en anticipant quelque peu pour les besoins de la description ainsi que de l'iconographie qui s'y rapporte.

Les caractères à coup sûr les plus importants sont ceux qui concernent la morphologie de la racine et tout spécialement ceux relatifs aux canaux axiaux ([44]), ainsi qu'aux relations de ceux-ci avec la cavité pulpaire. Certes, les caractères en question sont rendus, dans certains cas, difficiles à rapprocher, notamment lorsque la déformation de la dent — par compression — a conduit à une disposition des canaux très différente de celle qui se présente dans les formes n'ayant pas subi ce phénomène. Nous verrons cependant que la chose est très possible et qu'il sera permis de dégager l'ordre dans lequel se sont faites ces transformations, et même d'en déduire certains faits quant à l'évolution du système de vascularisation des files dentaires lui-même.

MODIFICATIONS DU SYSTÈME DES CANAUX AXIAUX DE LA RACINE.

Les deux formes qui nous éclaireront le mieux sur ce problème sont les genres *Squalus* et *Centrosqualus* car ce sont eux qui, n'ayant pas subi de grande déformation des dents, se laissent le mieux rapprocher l'un de l'autre, ainsi que de certaines des formes que j'ai fait connaître à ce point de vue, en 1947 : *Synechodus*, *Ginglymostoma* et *Squatina*, qui appartiennent à d'autres sous-ordres de Sélaciens.

Les autres genres de Squaliformes présentent des variantes soit de l'une, soit de l'autre des conformations reconnues chez *Centrosqualus* et *Squalus*, variantes résultant de la compression, ainsi que de modifications mineures, lesquelles seront examinées au paragraphe suivant.

Nous avons vu que, en dépit d'une très grande analogie de la morphologie dentaire générale, *Squalus* et *Centrosqualus* diffèrent entre eux par le nombre de leurs foramens axiaux : un seul dans le premier genre, deux dans le second (voir fig. 5, p. 16). Faut-il regarder les deux foramens de *Centrosqualus* comme provenant du dédoublement du foramen unique de *Squalus* ou bien est-ce au contraire celui-ci qui provient du fusionnement des foramens du premier ? Deux faits indiquent que c'est cette dernière façon de voir qui est la bonne : 1° sa concordance avec la chronologie, *Centrosqualus* n'ayant existé qu'au Crétacé supérieur et *Squalus* apparaissant à l'extrême fin de cette période pour se maintenir jusqu'à nos jours; 2° le raccordement possible, nous allons le voir, de la constitution à deux foramens à l'ensemble de l'évolution de la racine dentaire des Sélaciens, telle que je l'ai esquissée en 1947. Cela, il est vrai, en supposant une irréversibilité de cette évolution, ce qui me paraît avoir dû être le cas. Il est à remarquer d'ailleurs que l'interprétation inverse conduirait à une impossibilité d'un tel raccordement.

([44]) Canaux médio-externe et médio-interne (CASIER, E., 1947) qu'il convient mieux d'appeler canaux axiaux que canaux médians car leur position s'écarte plus ou moins du plan médian pour se trouver sur un plan que j'appellerai plan axial.

Il nous faut voir alors à quel type de racine celle de *Centrosqualus* se rattache et quelles peuvent être les homologies à reconnaître en ce qui regarde ses foramens.

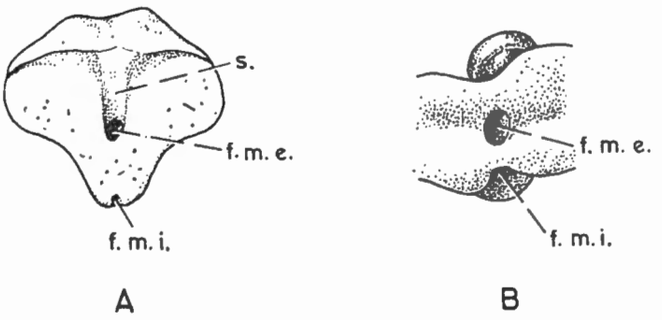


FIG. 19. — Comparaison de la conformation de la racine (face basilaire) chez une espèce du genre *Ginglymostoma* (s.-g. *Nebrius*), en A ([45]), et chez *Centrosqualus appendiculatus* (AG.), en (B) ([46]).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

La constitution la plus approchante est celle qui se voit chez *Ginglymostoma* et notamment dans une forme du sous-genre *Nebrius* (fig. 19, A). On y voit également un foramen médian, en pleine face basilaire, plus un foramen situé à l'extrémité de la protubérance interne.

Le premier foramen est le foramen médio-externe passé à la face basilaire ([47]).

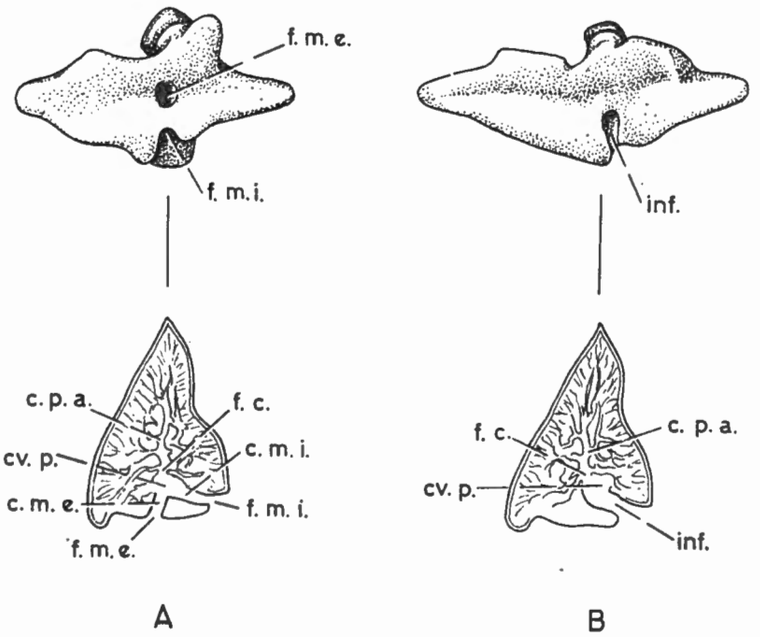


FIG. 20. — Passage de la conformation de la racine dentaire de *Centrosqualus* (A) à celle de *Squalus* (B). Face basilaire et section axiale (semi-schématique).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Il faut considérer en effet que cette conformation est le résultat d'une modification de l'orientation du canal médio-externe qui, au lieu de déboucher à la face externe de la racine, se dirige vers la base. Le passage à la constitution à foramen unique observée chez *Squalus* s'expliquerait de son côté par un fusionnement subséquent du foramen médio-externe avec le foramen médio-

([45]) D'après un exemplaire de *Ginglymostoma maghrebianum* CAS., de l'I.R.Sc.N.B., représenté *in* CASIER, E., 1947, pl. III, fig. 5*a*.

([46]) D'après un exemplaire de l'I.R.Sc.N.B.

([47]) Ouverture que j'ai désignée (1947*b*, p. 32 et fig. 5, a-b) sous la lettre o et donnée à tort comme foramen médio-interne passé à la face basilaire. C'est foramen médio-externe qu'il faut lire.

interne pour donner ce que j'ai déjà appelé l'i n f u n d i b u l u m ([48]), ce qui implique un fusionnement aussi du canal médio-externe avec le canal médio-interne (fig. 20). L'existence d'exemplaires de *Centrosqualus appendiculatus*, où l'on voit la distance entre les deux foramens réduite à un simple pont (voir fig. 6, B, p. 17), permet de croire à un rapprochement progressif de ces ouvertures. On verra d'ailleurs plus loin, qu'une explication de la chose est possible par une modification des relations du système de vascularisation dentaire avec la racine.

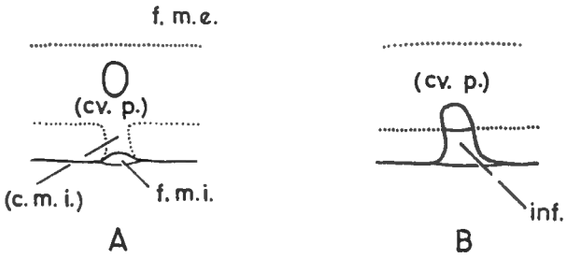


FIG. 21. — Schéma du passage de la forme à foramens médio-externe et médio-interne distincts à celle à infundibulum. En trait pointillé : le canal médio-interne (c.m.i.) et une partie de la cavité pulpaire (cv.p.).

L'i n f u n d i b u l u m doit être considéré comme un stade encore imparfait et non final de cette évolution. Il doit en être de même, dans les formes à dents comprimées, du foramen double que nous avons vu à une dent de mâchoire inférieure de *Somniosus rostratus* (fig. 14, E-E', p. 28). Au contraire, chez *Echinorhinus* et *Cheirostephanus*, le fusionnement est complet, et nous avons affaire à un foramen unique bien caractérisé. Comme il ne peut plus être question

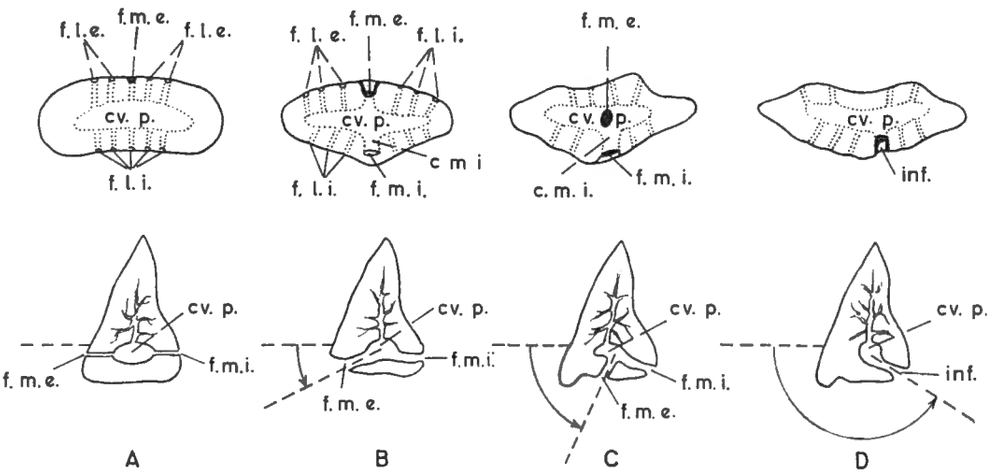


FIG. 22.

Les quatre stades de l'évolution de la racine dentaire des *Hybodontes* à *Squalus*.
A : *Hybodus*; B : *Synechodus*; C : *Centrosqualus*; D : *Squalus*.
Au-dessus, schémas des racines respectives, vues du côté basilaire (les cavités sont supposées visibles par transparence et représentées en pointillé).
En dessous, sections axiales correspondantes.
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

de l'homologuer au foramen médio-interne, ni au foramen médio-externe, mais bien à leur ensemble, je lui donnerai le nom de f o r a m e n s e c o n d a i r e (f. 2).

([48]) C'est par erreur ou plutôt dans l'ignorance encore de sa signification que j'ai désigné cette ouverture comme foramen médio-interne (f.m.i.) dans la figure 3*b* de la plache II de mon travail de 1947 (1947*b*).

En rapprochant ceci de ce que j'ai établi antérieurement ([49]) sur les types de racine des Hybodontoïdes et notamment de celle de *Synechodus*, j'arrive à cette constatation que le type que nous venons de voir, à foramens axiaux fusionnés, représente le stade ultime d'une évolution ayant fait passer le foramen médio-externe à la face basilaire et de plus en plus près du bord interne de celle-ci, en opérant ainsi un déplacement de plus de 130° (fig. 22).

Cette évolution, qui doit avoir été progressive et fait quelque peu penser à celle observée dans le cas des coquilles de Fissurelles, se raccorde très bien à celle qui a conduit du stade anaulacorhize (Hybodontoïdes) au stade holaulacorhize (Batoïdes); elle s'en écarte à partir d'un stade intermédiaire représenté par *Synechodus* (fig. 23).

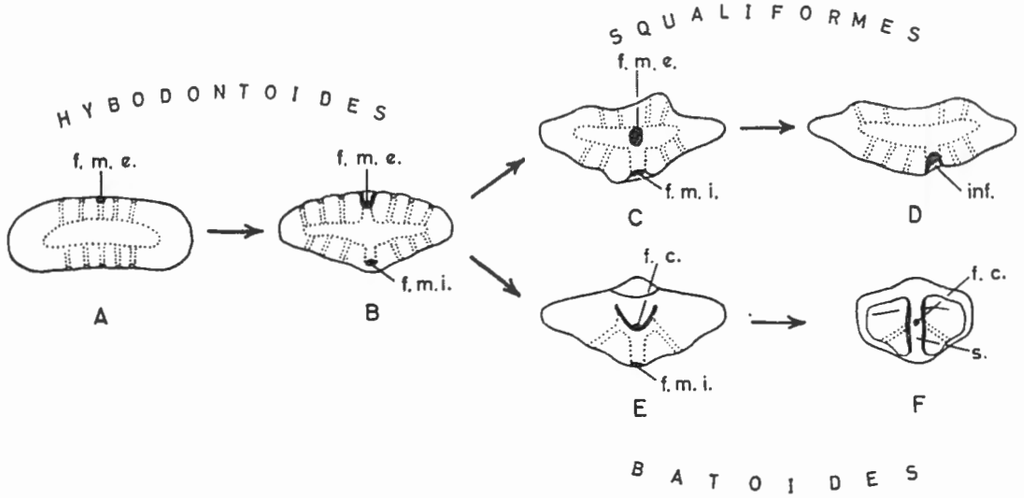


FIG. 23. — Relations des types dentaires des Squaliformes (C-D) avec ceux des Hybodontes (A-B), d'une part, et avec ceux des Batoïdes (E-F), d'autre part.
A : Stade anaulacorhize (ex. : *Hybodus*);
B : Stade intermédiaire (*Synechodus*);
C : Stade à foramen médio-externe passé à la face basilaire (*Centrosqualus*);
D : Stade à infundibulum (*Squalus*);
E : Stade hémiaulacorhize (*Squatina*);
F : Stade holaulacorhize (*Raja*).
Les racines sont représentées vues par leur face basilaire. En pointillé : les cavités supposées vues par transparence.
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

L'ensemble des transformations porte sur une longue période représentant une bonne partie du Mésozoïque. Il n'en est pas de même de l'évolution propre des Squaliformes qui s'est faite, si l'on ne considère que ce phénomène de fusionnement des foramens, au cours du Crétacé supérieur.

Tandis que, dans l'autre séquence, celle qui aboutit au stade holaulacorhize (fig. 23, E-F), le canal médio-externe, au lieu de changer d'orientation pour se rapprocher progressivement du canal médio-interne et fusionner, s'est ouvert comme lui et a donné naissance à un sillon; dans celle des Squaliformes, le même canal a simplement changé d'orientation. Exceptionnellement cependant, un sillon plus ou moins marqué apparaît et nous l'avons observé dans plusieurs cas (*Somniosus*, *Echinorhinus*..), mais nous verrons plus loin, à propos de l'évolution du système vasculaire indiquée par celle des canaux, qu'il doit s'agir d'un sillon secondaire.

Il y a lieu de rappeler ici que, par exception, et sans aucun doute anomalie, il y a eu développement d'un foramen latéro-externe qui pourrait être pris pour le foramen médio-externe

([49]) CASIER, E., 1947*b*, pp. 1-9.

(cas vu chez *Centrophorus*, p. 13). C'est aussi par anomalie que nous avons rencontré le dédoublement de tout l'ensemble axial chez *Echinorhinus* (p. 32, fig. 17, B).

Les Orectolobidés sont à un stade correspondant à celui de *Centrosqualus* et ont donc aussi bifurqué à la façon des Squaliformes, mais sans avoir été jusqu'au fusionnement des foramens. En revanche, dans un des genres de cette famille, *Ginglymostoma*, on constate parfois une ouverture du canal médio-interne, en sorte qu'il se comporte de façon mixte.

AUTRES MODIFICATIONS DE LA CAVITÉ PULPAIRE ET DES CANAUX.

Les autres modifications qui ont affecté la constitution de la cavité pulpaire et des canaux axiaux de la racine sont, en ordre principal, celles qui résultent d'une déformation générale des dents. Il convient donc, tout d'abord, d'examiner comment s'est opérée celle-ci.

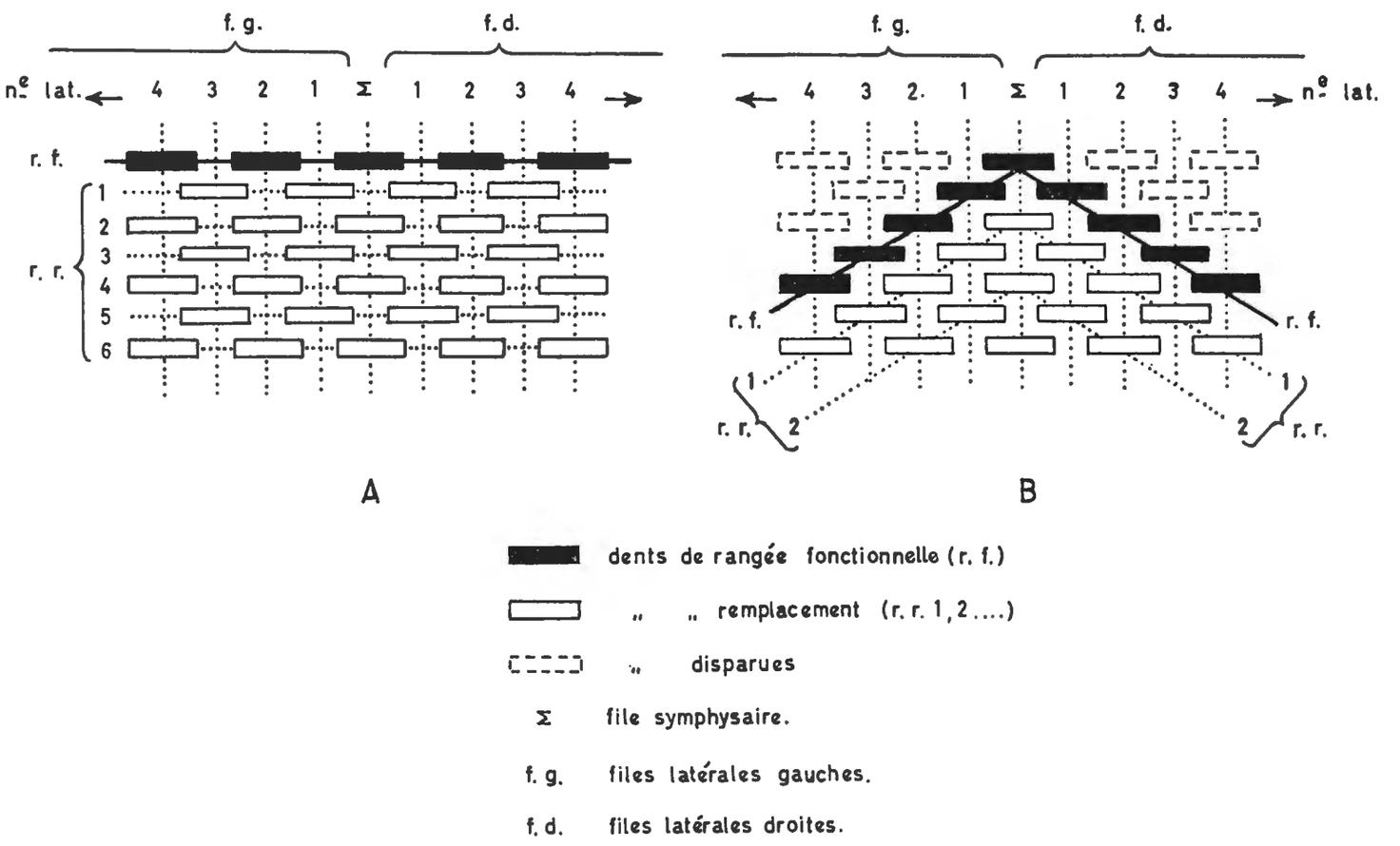


FIG. 24. — Schéma du passage de la disposition en files dentaires alternantes (A) à celle par chevauchement (B).

Le passage à la forme comprimée, très fréquente dans le groupe mais qui a surtout affecté les éléments de mâchoire inférieure, s'est accompagné de celui de la disposition alternante à celle par chevauchement (fig. 24). La première de ces dispositions (fig. 24, A) est primaire : c'est celle des éléments dermiques du revêtement dont les dents ne sont que le produit d'une transformation. Elle se maintient intégralement chez les Batoïdes (sauf évidemment chez *Aetobatis*, puisque chez celui-ci la dentition de chaque mâchoire se trouve réduite à une seule file dentaire) et, en principe, chez les Carcharhinidés, Lamnidés et Odontaspidés. Les Squaliformes, au contraire, s'en sont complètement écartés, en acquérant l'autre disposition (fig. 24, B) où

la rangée fonctionnelle est formée d'éléments occupant un ordre différent dans les files respectives et de plus en plus reculé en allant de la symphysaire aux commissurales.

Dans les genres *Centrosqualus* et *Squalus*, qui ne sont pourtant pas des formes à dents comprimées, la disposition par chevauchement est déjà réalisée. Dans les cas extrêmes, comme chez *Scymnorhinus* et *Isistius*, elle se traduit par une étroite association des bords des dents, ainsi que nous l'avons vu dans la partie descriptive (p. 22 schéma fig. 9, C). La compression a eu, d'autre part, pour effet une déformation importante de la racine dont la face basilaire s'est trouvée amenée dans un plan ne formant plus qu'un angle réduit (à l'extrême dans le genre *Isistius*) avec celui de la face externe. Par suite de l'écrasement, les expansions du bord externe de cette face (e.a. et e.p. sur la fig. 25) se sont étalées en lames qui se sont soudées plus ou moins complètement l'une à l'autre.

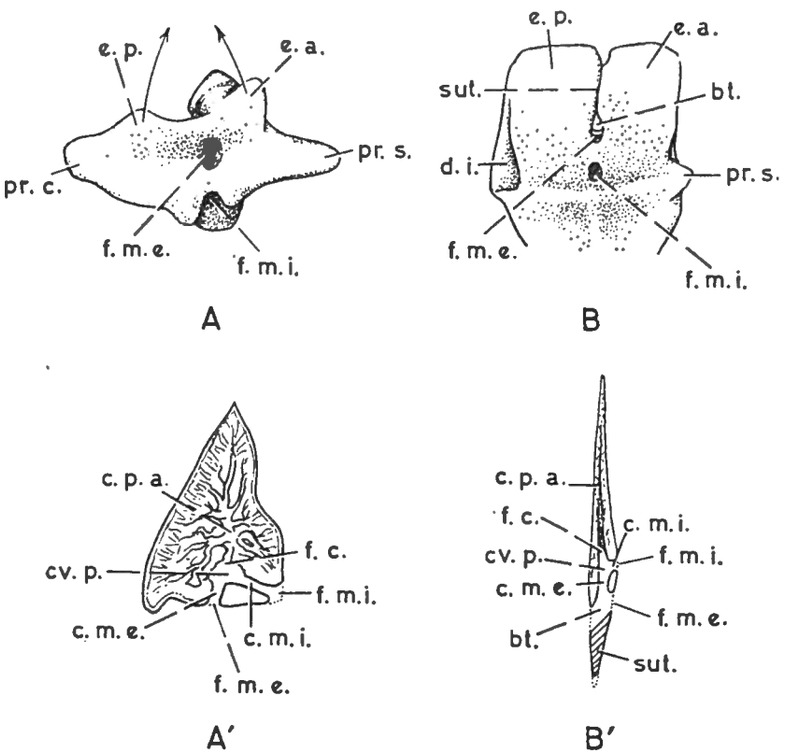


FIG. 25.

Passage de la forme normale (A) à la forme comprimée (B) chez les Squaliformes. Au-dessus : face basilaire; en dessous : section axiale. A-A' : *Centrosqualus*; B-B' : *Isistius*.

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Les modifications secondaires du système des canaux axiaux diffèrent sensiblement d'abord suivant que l'on considère le groupe des formes à foramens axiaux indépendants ou celui des formes à foramen unifié, ensuite dans chacun des deux groupes selon les genres considérés.

1° Cas des formes à foramens médio-externe et médio-interne indépendants.

Ce sont, parmi les genres passés en revue dans la première partie et en suivant le même ordre : deux Squalidés (*Etmopterus* et *Centroscymnus*) et deux Scymnorhinidés (*Scymnorhinus* et *Isistius*).

Chez *Etmopterus*, aux dents de mâchoire inférieure (fig. 2, C-E; fig. 26, A), le fusionnement des expansions basilaires externes est complet. Le canal médio-externe débouche à la base de la face externe où apparaît ainsi le foramen médio-externe, ce qui indiquerait une origine

est en réalité mixte à ce point de vue. En effet, chez *S. rostratus*, nous avons vu deux foramens distincts à la mâchoire supérieure et deux foramens aussi, mais presque fusionnés, à la mâchoire inférieure. Chez *S. microcephalus*, les dents des deux mâchoires nous sont apparues comme du type à foramens fusionnés.

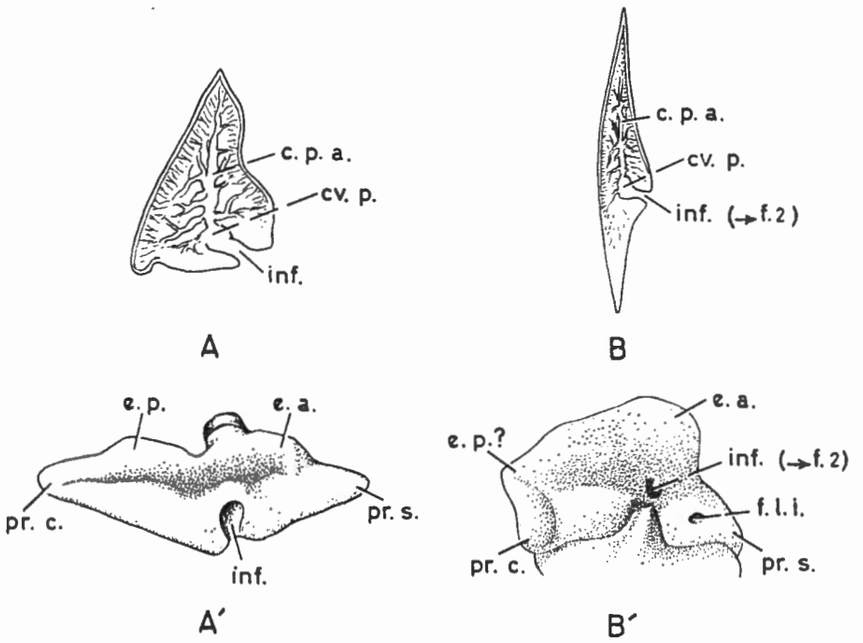


FIG. 27.
Comparaison de la morphologie dentaire chez *Squalus* (A) et *Centrophorus* (B).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Une autre particularité à souligner ici et qui est surtout marquée dans la deuxième des deux espèces en question, c'est l'extraordinaire développement pris par des foramens latéraux et, par conséquent par les canaux latéraux correspondants.

C'est aussi au stade à foramens axiaux fusionnés qu'appartient le genre *Echinorhinus* (type de la famille des Échinorhinidés), ainsi que, selon toute vraisemblance, le genre *Cheiroste-*

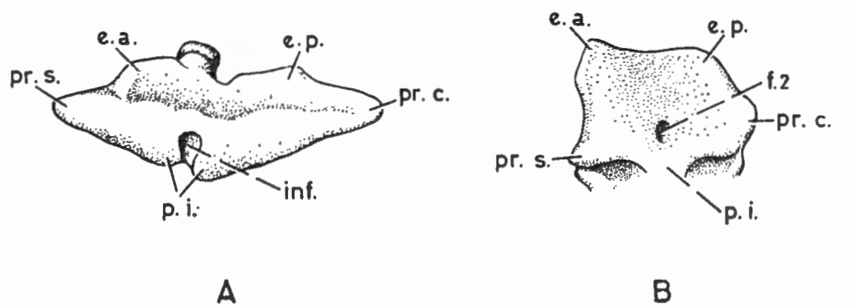


FIG. 28. — Comparaison de la conformation dentaire (face basilaire) de *Squalus* (A) et *Cheirostephanus* (B).
Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

phanus que je crois aujourd'hui devoir ranger avec celui-ci ([50]). Dans les deux cas, le fusionnement des canaux est même parfait pour donner, comme dans le cas de *Centrophorus*, un foramen secondaire (f.2). Dans le premier cas, celui de *Echinorhinus*, il existe un sillon dont

([50]) En 1958 (E. CASIER, 1958, p. 31), j'avais cru devoir le classer dans les Squalidés.

l'interprétation sera tentée plus loin, à propos des modifications du système de vascularisation et de fixation. Dans le second cas, celui de *Cheirostephanus* (fig. 28, B), une autre particularité est à remarquer : la position du foramen secondaire assez loin du bord interne de la face basilaire. Ceci semble indiquer que, dans ce cas, c'est le foramen médio-interne qui est allé « à la rencontre » du foramen médio-externe pour fusionner avec lui.

Le foramen médio-externe n'existant plus dans les formes de cette catégorie, il n'y a plus de raison pour qu'une ouverture « en boutonnière » lui soit ménagée, aussi n'en trouvons-nous pas chez elles.

MODIFICATIONS D'AUTRES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.

D'autres modifications affectent la morphologie dentaire des Squaliformes au cours de leur évolution et notamment celle de la petite expansion externe de la base de la couronne, appelée « languette » par M. Leriche ainsi que par C. Arambourg, « tablier » (*apron*, en anglais) par d'autres.

Le tablier, qui semble apparaître chez les Squatinidés, se retrouve chez des Orectolobidés et dans une bonne partie des genres de Squaliformes auxquels nous avons eu affaire, encore qu'il y soit le plus souvent presque méconnaissable.

Dans les genres *Squalus* et *Centrosqualus*, ce tablier ne se différencie pas de celui de *Squatina :* il est petit mais très saillant. Il prend de la hauteur chez *Centrophorus* (dents inférieures), ainsi que chez *Centroscymnus* où il est, en outre, écrasé. Même chose chez *Scymnorhinus*, sauf qu'il s'y dédouble pour laisser place à l'ouverture « en boutonnière ».

Dans le cas de dents supérieures n'ayant pas été déformées par compression et qui sont au contraire passées à la cuspidie la plus parfaite, le tablier est encore représenté par les expansions que la couronne envoie sur les deux branches de la racine (ex. : *Centroscymnus*, dents sup., fig. 4, A, p. 14).

Chez *Cheirostephanus*, il se divise en plusieurs digitations (cinq dans le type), inégales et divergentes entre elles.

Il n'en subsiste qu'une trace chez *Somniosus rostratus* (dents inférieures), tandis que dans l'autre espèce du même genre étudiée plus haut, *S. microcephalus*, on le voit se développer en crête qui se prolonge sur la plus grande partie de la racine.

Enfin, le tablier a disparu chez *Isistius* et chez *Echinorhinus*.

La signification de ce caractère est à rechercher sans doute dans le fait qu'il se présente normal dans des formes à dents cuspidées et non comprimées : il aurait son utilité dans la succession dentaire comme système d'arrêt, utilité qui disparaît lors du passage à la disposition par chevauchement où les éléments d'une même rangée deviennent solidaires les uns des autres.

Du côté opposé, la protubérance interne de la racine, marquée dans les formes non comprimées, s'atténue également dans les formes comprimées; on la retrouve chez *Centroscymnus* et *Etmopterus* (infér.) sous forme d'un bourrelet transversal.

Les cuspides secondaires de formes telles que *Centroscyllium* se raréfient et disparaissent, ou bien il n'en subsiste qu'une seule transformée en talon commissural, lequel se réduit lui-même à un simple vestige (*Scymnorhinus*) pour, en fin de compte, disparaître quand même chez *Isistius*.

Bien qu'il soit étranger tant à la fixation qu'à la vascularisation dentaires, on ne peut passer sous silence un autre phénomène : le développement de dentelures marginales de la couronne, qui apparaît dans certaines lignées, en fin de leur évolution. Il en est ainsi imparfaitement chez *Squalus* et, parfaitement cette fois chez *Scymnorhinus*. Il s'agit là d'un caractère de spécialisation apparu parallèlement chez des Lamniformes et chez certains Carcharhinidés.

III. — REMARQUES ET CONCLUSIONS.

DONNÉES RELATIVES AUX MODIFICATIONS DE LA CAVITÉ PULPAIRE ET DES CANAUX DENTINAIRES.

Dans la seconde partie de cette étude, il n'a guère été fait allusion aux modifications de la cavité pulpaire elle-même et pas du tout à celles de la structure histologique. Or, quelques données à ce sujet peuvent être retirées de l'étude descriptive et comparative du premier paragraphe. Elles concernent principalement deux genres qui appartiennent, l'un au type à deux foramens médians encore distincts, mais de forme comprimée (*Isistius*, vu p. 23), l'autre au type à infundibulum et non comprimé (*Squalus*, vu p. 7).

En comparant ces deux cas, nous voyons que la structure n'est pas fondamentalement différente et que l'on peut, à travers les déformations diverses, reconnaître non seulement les mêmes canaux pulpaires, mais aussi les mêmes types dentinaires : une masse d'ostéodentine formant la base et comprenant, autour d'une cavité pulpaire, un réseau de canaux anastomosés entre eux; une série de canaux pulpaires partant de cette cavité vers la périphérie; une couche plus périphérique, dans la couronne, faite de dentine à canaux ordonnés; enfin, un tissu anhiste, vitreux, la vitrodentine, constituant la partie la plus superficielle de la couronne.

Mais, si les types de dentines sont les mêmes, il faut remarquer une autre disposition de l'ensemble. La forme comprimée, particulièrement remarquable chez *Isistius*, a conduit à la disposition « en espalier » non seulement des canaux de l'ostéodentine basale, mais aussi des canaux pulpaires, ainsi que dentinaires.

En ce qui regarde spécialement la cavité pulpaire, notons une très importante réduction de celle-ci chez *Isistius* par rapport à ce qu'elle est chez *Squalus* et *Centrosqualus*. Mais, dans l'un comme dans l'autre cas, et il doit en être ainsi pour tous les Squaliformes, il s'agit de la cavité que j'ai distinguée comme cavité pulpaire primaire ([51]). Je pense que la cavité pulpaire secondaire d'autres formes comme *Pristis*, parmi les Batoïdes, *Carcharhinus*, dans les Pleurotremata, n'est représentée ici que par le canal pulpaire axial qui, dans les formes précitées et quelques autres, aurait pris un développement plus important. Dans cette hypothèse, la cavité pulpaire secondaire ne serait pas le reliquat de la cavité pulpaire primaire après ouverture de la partie basilaire de celle-ci, comme je l'avais pensé, mais une cavité de néoformation ([52]). Dans la même hypothèse, le foramen (ou les pores qui en tiennent lieu) de passage de la cavité pulpaire au canal pulpaire axial correspondrait au foramen — le foramen central comme je l'ai appelé — que l'on trouve chez *Squatina* dans la dépression de la face basilaire, au point de convergence des canaux latéro-internes avec le canal médio-interne ([53]), et chez certains batoïdes (par ex. *Raja, Pristis, Dasyatis*), au fond du sillon ([54]). Ce foramen central n'aurait donc rien à voir avec les foramens axiaux, disparus dans ces dernières formes.

([51]) CASIER, E., 1947*c*, p. 12, fig. 3.

([52]) C'est un des points que je m'efforcerai d'éclaircir dans un travail ultérieur.

([53]) CASIER, E., 1947*b*, fig. 1*c* et 4*a*, et pl. III, fig. 3 (f.c.).

([54]) Id., fig. 9 (f.c.).

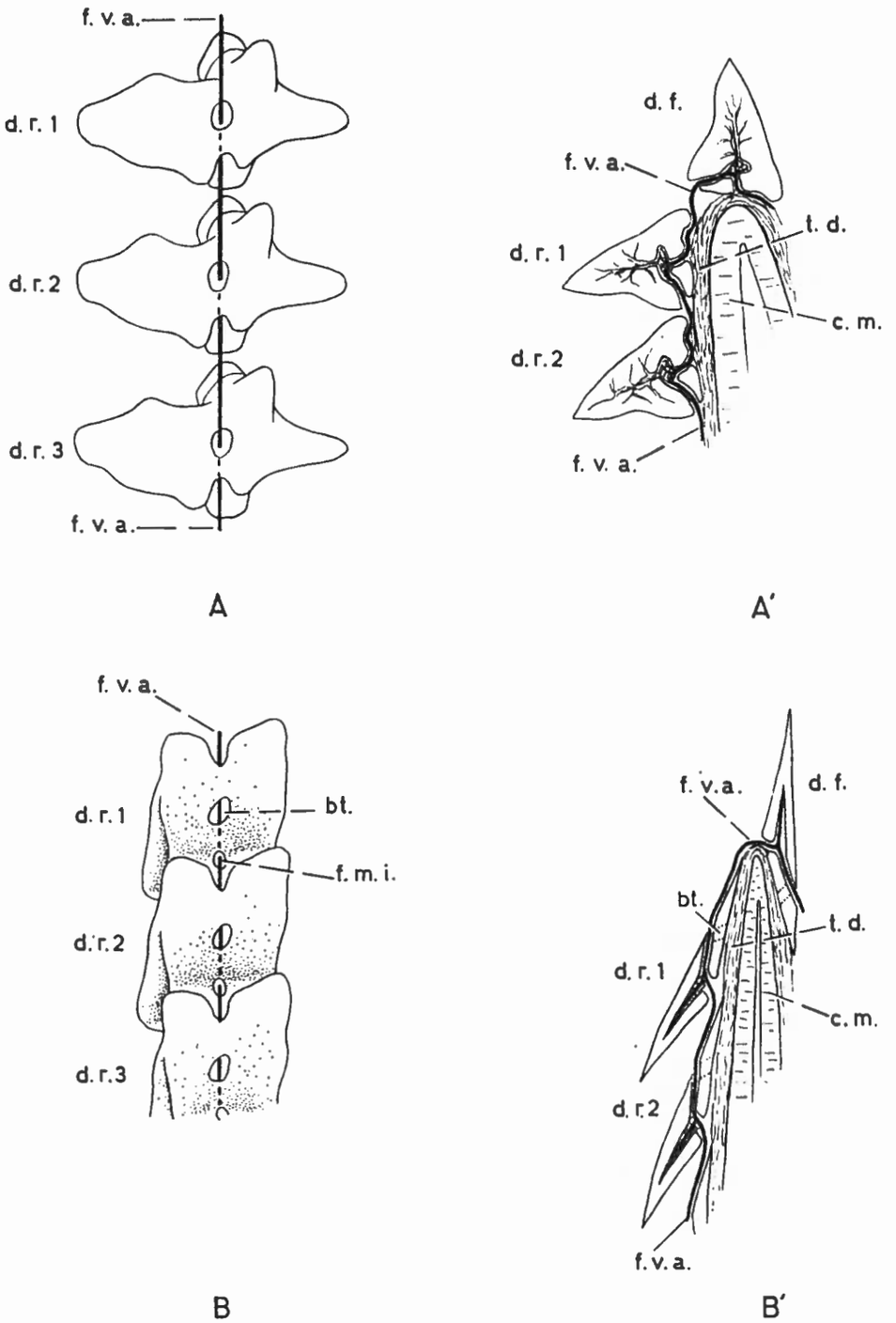


FIG. 29. — Tracé hypothétique du « faisceau vasculaire axial » chez *Centrosqualus* (A : vue du côté basilaire; A′ : vue en section sagittale) et chez *Scymnorhinus* (B, B′ : mêmes plans).

(Semi-schématique.)

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

CONCLUSIONS À TIRER DE L'ÉVOLUTION DES CANAUX AXIAUX DE LA RACINE POUR UNE EXPLICATION DE CELLE DU SYSTÈME DE FIXATION ET DE VASCULARISATION DES FILES DENTAIRES.

Les canaux de la racine constituent la seule indication concrète que l'on ait sur le réseau des vaisseaux nutritifs des dents des formes étudiées ci-dessus et, d'une façon générale d'ailleurs, de tous les Sélaciens. D'autre part, dans les quelques cas de formes actuelles qui ont fait l'objet d'observations au moyen de lames minces, il est impossible de se représenter la disposition du réseau vasculaire dans les trois dimensions. Tout au plus, les vaisseaux sont-ils visibles par fractions dans certaines des coupes de *Raja* figurées par W. JAMES ([55]) : on peut y voir un vaisseau pénétrant par la base de la dent, en un point correspondant au foramen central et allant à la cavité pulpaire (il s'agit d'ailleurs là de la cavité pulpaire secondaire).

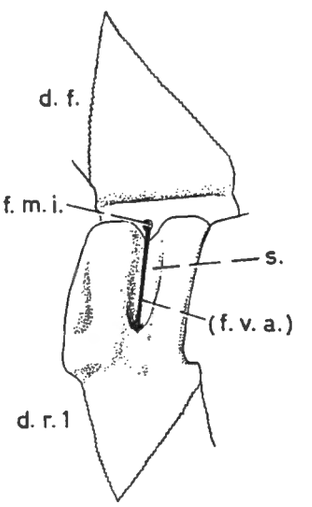


FIG. 30. — *Scymnorhinus licha* (BON.).

Relations entre une dent fonctionnelle (d.f.) et la première dent de remplacement de même file (d.r.1), vue orale. En gros trait : le tracé hypothétique du faisceau vasculaire axial (f.v.a.).

Pour l'explication des autres abréviations, voir page 5.

Par suite sans doute de l'extrême ténuité des vaisseaux au niveau des files dentaires, des essais de coloration de ceux-ci, effectués à l'Institut océanographique de Monaco ([56]), n'ont pas abouti. Force est donc de s'en remettre aux indications susdites pour se faire une idée de ce que furent les modifications qui ont intéressé le système de vascularisation parallèlement à celles observées plus haut dans le système des canaux.

Dans mon étude de 1947 ([57]), j'ai déjà fait allusion à l'indication, fournie par les canaux, de l'existence, dans les formes au stade à foramens médio-externe et médio-interne encore indépendants, d'un vaisseau afférent et d'un vaisseau efférent. En réalité il doit s'agir d'un faisceau de petits vaisseaux, que j'appellerai f a i s c e a u v a s c u l a i r e a x i a l, passant par la série des éléments d'une même file dentaire (ceci sans compter des faisceaux plus réduits, mais parfois assez développés quand même ([58]), passant par les canaux latéraux). Il y aurait d'ailleurs

([55]) JAMES, W. W., 1953, pl. 6 et 6A.

([56]) Je n'en remercie pas moins M. GASTAUD, collaborateur de cette Institution, pour les essais qu'il en a faits à mon intention.

([57]) CASIER, E., 1947*c*, p. 26.

([58]) Chez *Somniosus* notamment (voir p. 30).

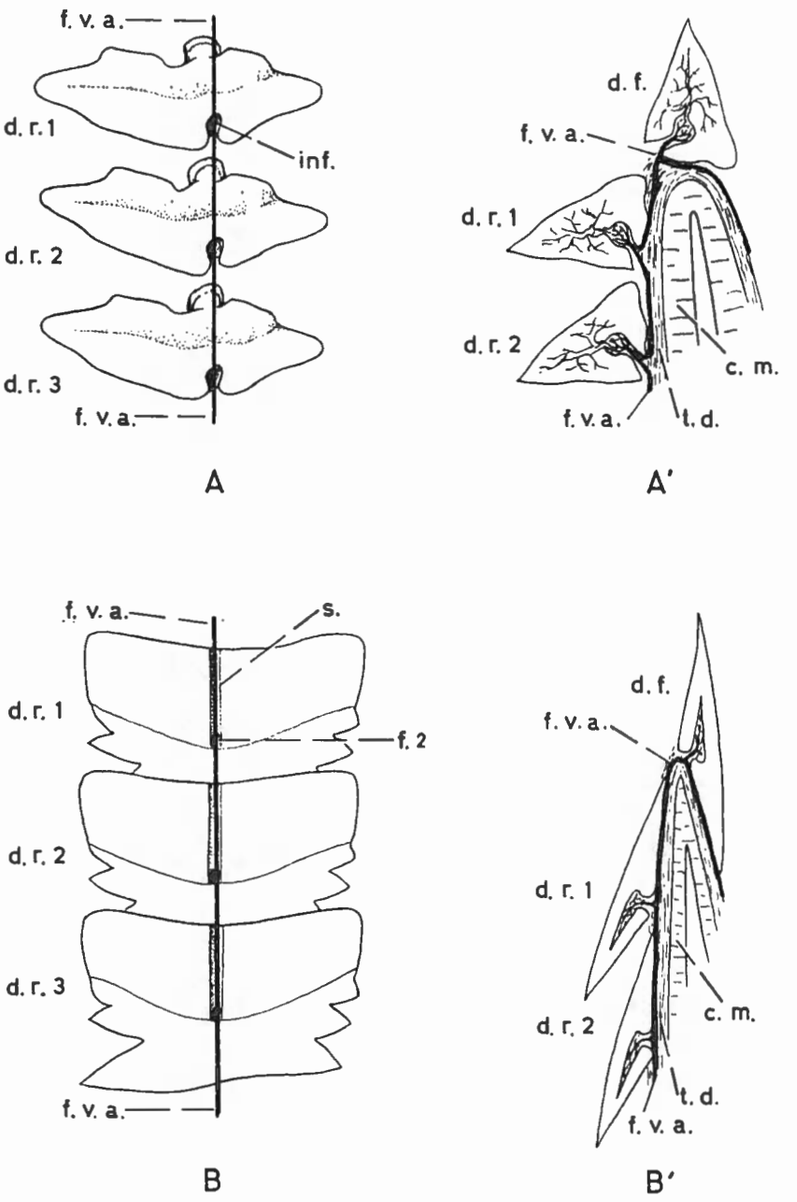


FIG. 31. — Schéma du tracé hypothétique du « faisceau vasculaire axial » chez deux Squaliformes du type à foramens médians fusionnés en infundibulum ou en foramen médio-interne secondaire.

A : *Squalus*. B : *Echinorhinus*. Dans les deux cas, trois dents de remplacement d'une même file (d.r., 1 à 3), vues, dans leurs relations *in vivo*, par leur face basilaire.

A' et B' : Respectivement les mêmes genres. Dent fonctionnelle (d.f.) et deux premières dents de remplacement (d.r., 1-2) de même file.

Pour l'explication des autres abréviations, voir page 5.

à ajouter à cela que les canaux sont aussi, d'après les indications de W. JAMES ([59]), les voies de pénétration d'une partie des fibres dermiques, dont certaines, unies en un ligament, jouent un rôle dans la progression des files ([60]).

Dans le cas des formes à foramens axiaux indépendants (p. ex. *Centrosqualus*, fig. 29, A-A'), le faisceau en question doit pénétrer par le foramen médio-interne, franchir le canal

([59]) JAMES, WARWICK, W., 1953, p. 431.

([60]) Rôle toutefois secondaire car, selon W. W. JAMES c'est l'épithélium dentaire (dental epithelium) qui commanderait le mouvement de la file, c'est-à-dire l'inverse de ce que l'on croyait et suivant quoi les dents seraient entraînés par les tissus fibreux de la base comme par un tapis roulant (running band).

correspondant (c.m.i.) jusqu'à la cavité pulpaire, en repartir alors pour parcourir le canal médio-externe, sortir de la dent par le foramen médio-externe et pénétrer ensuite dans la dent immédiatement plus avancée dans la file, où il parcourt le même trajet.

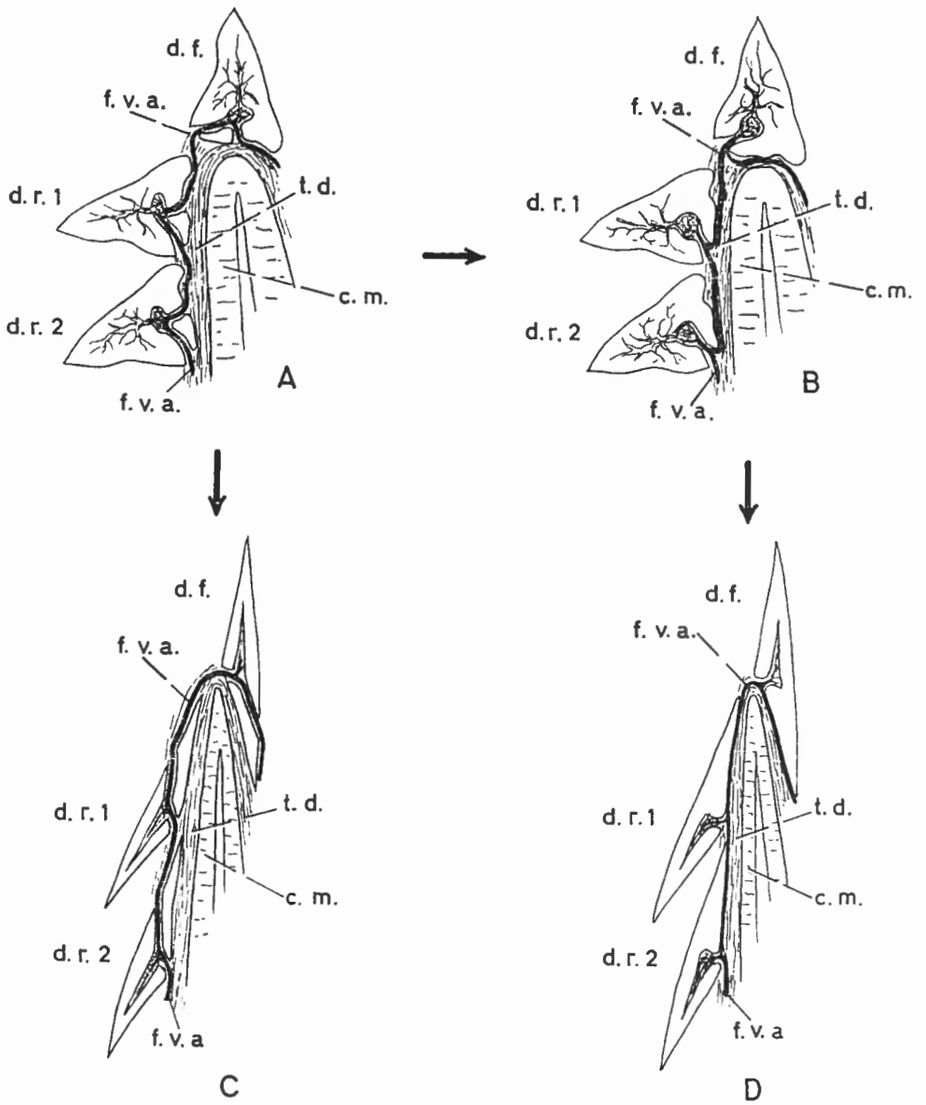


FIG. 32. — Schémas du passage de la conformation du faisceau vasculaire axial de *Centrosqualus* (A) à celle de *Squalus* (B) et de celles-ci, respectivement à celle de *Scymnorhinus* (C) et *Echinorhinus* (D). Files dentaires en section sagittale.

Pour l'explication des abréviations, voir page 5.

Chez *Scymnorhinus*, la constitution étant la même en dépit de la déformation par compression, on peut se représenter comme dans la figure 29, B-B′ le trajet suivi par le même faisceau, mais c'est cette fois par la face externe et non par la face basilaire devenue interne (dans la position fonctionnelle) que le faisceau parcourt, tangentiellement, la racine, appliqué dans un sillon apparaissant entre les deux expansions lamiformes de celle-ci (fig. 30). Cet étroit accolement résulterait du resserrement des éléments et de leur intime adhérance à la mâchoire sans interposition d'une grande masse de mésenchyme et de tissu fibreux basal.

Dans les formes à foramens axiaux fusionnés (p. ex. *Squalus*, fig. 31, A-A′), les choses se présentent un peu différemment. Nous avons vu qu'il ne s'agit pas d'une obturation du foramen médio-externe, ni d'une ouverture de canaux comme chez les Batoïdes, mais de l'achèvement

d'une émigration de ce foramen du bord basilaire externe au bord basilaire interne, ce qui implique une modification correspondante de l'orientation de la branche efférente (pour la dent considérée) du faisceau axial. Le même faisceau ne doit plus traverser la dent mais entrer et ressortir par la même ouverture : l'infundibulum. A part cela, les rapports du faisceau axial doivent être les mêmes que chez *Centrosqualus*, et, comme il n'y a pas compression, il n'apparaît aucun sillon.

Chez *Echinorhinus* (fig. 31, B-B'), ainsi que chez *Cheirostephanus*, où l'infundibulum s'est modifié de façon à prendre l'aspect d'un simple foramen (le foramen secondaire dont il a déjà été question), le faisceau vasculaire axial ne doit plus passer que tangentiellement à la face basilaire et l'on peut croire qu'il se borne à envoyer dans la dent un rameau adjacent. Dans le

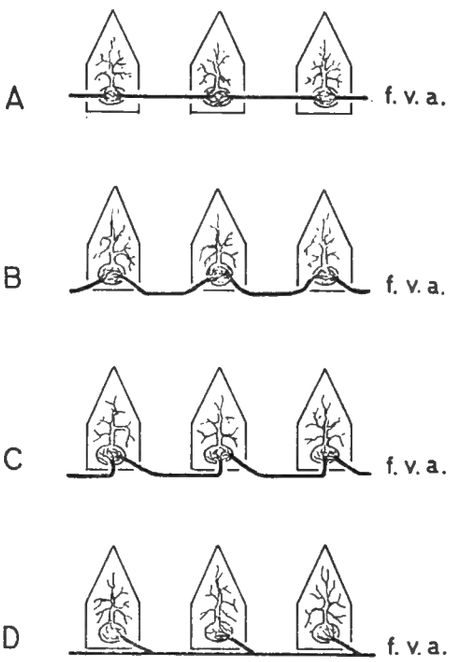


FIG. 33. — Hypothèse du passage progressif de la disposition du faisceau vasculaire axial (f.v.a.) « en série » (A) à celle « en parallèle » (D) (schématique).

premier cas, *Echinorhinus*, par suite de la grande compression, le faisceau se trouve secondairement appliqué étroitement à la racine, comme chez *Scymnorhinus*, mais à la face basilaire cette fois-ci, et on y observe son empreinte sous forme d'un sillon (sillon secondaire) sur la signification duquel nous reviendrons.

La constitution de *Squalus* dériverait directement de celle de *Centrosqualus* (fig. 32, A-B). Pour ce qui est de celles de *Scymnorhinus* (fig. 32, C) et d'*Echinorhinus* (fig. 32, D), il est probable qu'elles proviennent de la transformation, par compression, respectivement de celle de *Centrosqualus* et de celle de *Squalus*.

Le passage de la constitution à deux foramens et canaux axiaux indépendants à celle à infundibulum doit correspondre à un isolement progressif du faisceau vasculaire axial par rapport à la dent (fig. 33). Cette idée est déjà exprimée dans une de mes notes de 1947 ([61]), mais à propos du sillon qui apparaît dans les formes au stade « holaulacorhize ». Dans ce cas, l'ouverture des canaux médio-externe et médio-interne a libéré le faisceau axial, d'abord dans sa moitié externe, ensuite totalement, mais celui-ci reste étroitement associé à la dent, logé dans

([61]) CASIER, E., 1947*c*, p. 26.

ledit sillon, vestige des anciens canaux. La cavité pulpaire elle-même a disparu. Ici, il n'en est pas de même; nous avons vu que la cavité en question y reste intacte. Quant au faisceau axial, il ne passe plus que tangentiellement à la dent.

Tandis que, dans la série des Batoïdes, l'application quasi directe de la face basilaire des dents sur le cartilage de mâchoire et l'action de forces perpendiculaires au plan d'appui — il s'agit de formes à dentition broyante ! — entraînent la nécessité pour le faisceau axial d'être logé dans un sillon afin de n'être pas écrasé, dans les formes comme *Squalus* et *Centrosqualus*

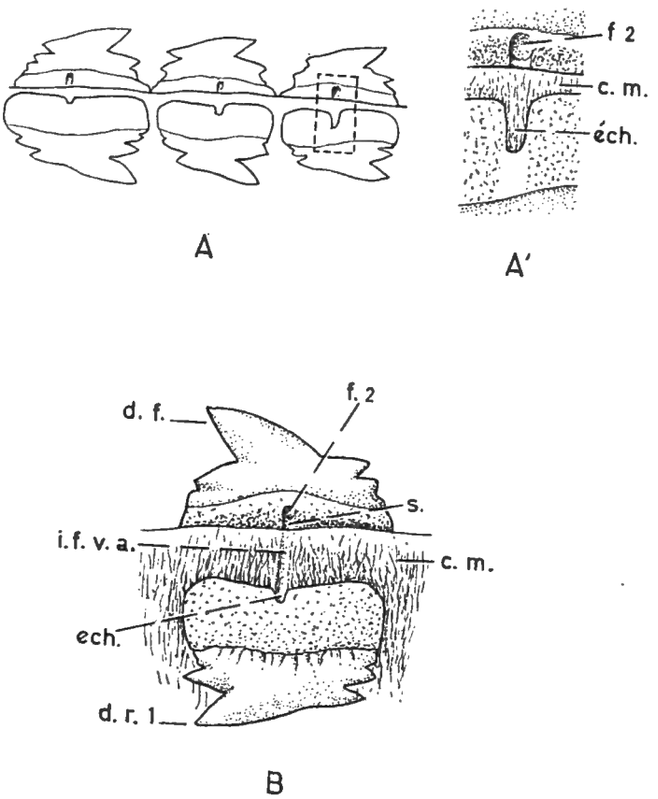


FIG. 34. — *Echinorhinus spinosus* (GMELIN). Succession dentaire.

A : Trois dents fonctionnelles et leurs dents de remplacement ([62]), en vue orale (les fonctionnelles visibles par leur face interne, les autres par leur face externe); en A' : détail de l'une des files (agrandi).

B : Une dent fonctionnelle (d.f.) et sa première dent de remplacement (d.r.1) (même orientation qu'en A). Pour montrer l'empreinte (i.f.v.a.) du faisceau axial sur le bourrelet marginal interne de la mâchoire.

Pour l'explication des autres abréviations, voir page 5.

cette nécessité ne se présente pas. Ce n'est que dans celles du même groupe qui sont affectées de déformation par compression que cette nécessité se présente dans une certaine mesure, mais seulement pour les besoins de la cohésion à la mâchoire. Telle doit être l'explication à donner à l'existence dans certaines des formes étudiées plus haut (*Centrophorus, Somniosus, Echinorhinus*) d'un sillon secondaire. Que ce sillon soit secondaire est en outre indiqué par le fait que, dans le genre *Echinorhinus,* on le trouve encore incomplet dans l'espèce du Crétacé supérieur : *E. priscus.*

Dans certains cas (*Scymnorhinus*), cette exigence est satisfaite par l'utilisation du sillon

([62]) 4° à 6° dents de la rangée droite de la mâchoire inférieure (I.R.Sc.N.B., V.R., inv. n° 8912, rég. n° 64).

« tout fait » résultant d'une moindre épaisseur de la racine à la suture des deux expansions externes. Comme nous l'avons vu, c'est d'ailleurs, dans ce genre, à la face externe et non basilaire de la racine que cela se présente.

Chez *Echinorhinus*, ce faisceau vasculaire (ou fibro-vasculaire) s'imprime même parfois sur le cartilage de mâchoire, dans la partie en bourrelet de celui-ci qui va d'un point correspondant à l'échancrure basilaire de la première dent de remplacement au foramen secondaire de la dent fonctionnelle de même file (fig. 34, B, i.f.v.a.), ce qui confirme à la fois l'existence de ce faisceau, celle d'une pression qu'il peut exercer dans certains cas sur les tissus environnants, et sa continuité dans la file dentaire intéressée.

A quoi cette libération du faisceau peut-elle donc bien être utile? Une seule réponse me paraît satisfaisante : elle permettrait d'éviter une rupture de continuité de celui-ci dans les cas d'arrachement d'un ou plusieurs des éléments d'une file, fait qui se présente surtout chez les formes à dents cuspidées, servant presque exclusivement à la saisie et à la rétention des proies, c'est-à-dire des cas où les forces agissent d'arrière en avant et non, comme dans les formes à dentition broyante (Batoïdes), perpendiculairement au plan d'appui des éléments. La disposition avec chevauchement, avec forte cohésion des éléments d'une même rangée rend moins nécessaire cette adaptation du système de vascularisation, ce qui expliquerait sans doute que, chez les Scymnorhinidés, l'évolution ne se serait pas poursuivie jusqu'au stade à infundibulum ou foramen secondaire.

En ce qui regarde le rôle joué par les fibres dermiques intéressant les éléments dentaires — rôle important suivant les idées qui ont précédé celle de W. James dont il a été question plus haut, puisqu'elles devaient, dans ce cas, représenter un système d'attache au « running band » — on peut encore concevoir une utilité de même ordre d'un dispositif diminuant au maximum les risques de rupture.

Dans un cas de constitution anormale de *Squalus* — concrescence de deux dents de files contiguës — j'ai déjà noté le fait que l'infundibulum est cependant unique ([63]). Inversement, nous avons constaté le dédoublement du foramen secondaire (f. 2), ainsi que du sillon secondaire, dans une même dent à part cela normale, de *Echinorhinus priscus* Arbg ([64]). Dans le premier cas, il a dû y avoir concrescence anormale des éléments d'une file avec fusionnement des faisceaux vasculaires axiaux tandis que dans l'autre cas, au contraire, il y aura eu dédoublement de ce faisceau dans une même file. Ces anomalies devaient donc se répéter dans toute la file considérée.

QUELQUES DONNÉES POUR LA PHYLOGÉNIE DES SQUALIFORMES.

En dépit des complications résultant du dimorphisme, parfois extraordinaire, et des multiples conséquences de la compression, il est possible de tirer des faits et hypothèse exposés plus haut quelques données susceptibles d'entrer en ligne de compte dans la recherche des relations phylogéniques des trois familles intéressées avec les autres Sélaciens, d'une part, et entre quelques-unes des formes qui composent ces familles, d'autre part.

Nous avons vu que le type qui apparaît comme étant le plus ancien au point de vue de l'évolution du système des canaux axiaux est celui représenté dans le genre *Centrosqualus*, c'est-à-dire le type à deux foramens médians : le foramen médio-externe et le foramen médio-interne. Cette évolution devant être irréversible, il faut considérer qu'aucune des formes à ce stade ne peut

([63]) Casier, E., 1947*b*, p. 10, pl. II, fig. 3*d* (indiqué à tort comme f.m.i.; il faut lire inf.).

([64]) Voir p. 32, fig. 17. J'ai figuré de même une dent de *Scyliorhinus* à double sillon (1947*b*, pl. IV, fig. 1*b*) mais il s'agit là d'un genre étranger au groupe qui nous occupe ici et, d'autre part, le sillon est non pas secondaire mais le vestige des anciens canaux médians après ouverture.

dériver d'une autre qui serait à infundibulum ou à foramen secondaire. D'autre part, les formes à dents comprimées proviennent évidemment de formes à dents non comprimées.

Le type à deux foramens s'apparente beaucoup à celui observable chez les Squatinidés et surtout chez des Orectolobidés, et il est possible de voir, comme dans ces cas, une relation étroite avec la constitution correspondante des Hybodontoïdes, plus spécialement avec celle des Synéchodontidés. Et cela concorde très bien avec ce que l'on connaît déjà des relations de parenté des Squaliformes avec ces autres groupes de Sélaciens. Dans le tableau de la phylogénie des Sélaciens dressé par E. G. White ([65]), on voit en effet *Protospinax*, du Jurassique, représenter la souche commune, d'une part de formes comprenant avec les Lamniformes, les Orectolobidés, et, d'autre part, d'un grand rameau comprenant une première branche, débutant au Jurassique par *Squatina*, c'est-à-dire les Batoïdes, et une seconde branche, celle des Squaliformes, *Protospinax* y étant relié de son côté, par l'intermédiaire de *Palaeospinax*, aux Hybodontoïdes. Il est regrettable que *Protospinax* ne soit pas encore connu au point de vue du type dentaire. En revanche, ainsi que je l'ai déjà dit, l'examen de dents de *Palaeospinax* (qui, en plus des groupes dont il a été question, aurait donné également naissance aux Carcharhinidés) m'a permis de constater l'extrême similitude de sa racine avec celle de *Synechodus* dont on a vu qu'elle est à un stade intermédiaire entre celle de *Hybodus* et celle des Squaliformes au stade de *Centrosqualus*.

Voilà donc qui cadre bien avec les données découlant d'une étude plus générale du groupe. Avec celles-ci concorde aussi le fait que les types dentaires observés ci-dessus chez les Squaliformes ne pourraient procéder d'une évolution à partir d'une structure holaulacorhize, ce qui exclut de leur ancestralité les Scyliorhiniformes, les Lamniformes, ainsi que toute la série des Batoïdes et même déjà les Squatinidés, qui ne sont cependant encore qu'au stade hémiaulacorhize.

En faveur encore d'un apparentement étroit avec les Hybodontoïdes, le fait que j'ai signalé en 1954 : l'absence tant des Squaliformes que des Hybodontoïdes (sauf très rares exceptions pour ceux-ci) dans les formations néocrétaciques et cénozoïques que l'Atlantique Sud a déposées sur la bordure occidentale du continent africain.

Pour ce qui est alors des relations phylogéniques entre les divers genres de Squaliformes, nous avons à envisager tout d'abord ce qu'indiquent les divers états d'avancement de l'évolution du type à deux foramens axiaux à celui à foramen secondaire. Nous avons vu plus haut que celui-ci doit dériver de celui-là et que *Squalus* doit provenir de *Centrosqualus*, ce qui est en accord avec la chronologie. Vu l'identité de la morphologie dentaire des deux genres, la question des foramens mise à part, on peut croire que *Squalus* est bien le descendant direct de *Centrosqualus*.

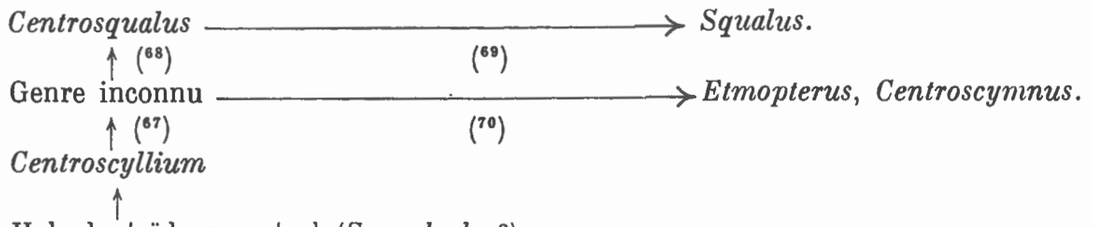
Ce dernier ne peut cependant représenter la forme la plus primitive et nous avons déjà parlé de *Centroscyllium* comme tel, cela en raison de la beaucoup plus grande analogie de ses dents avec celles des Hybodontoïdes et surtout avec celles des Synéchodontidés. Il semble d'ailleurs qu'une forme intermédiaire au moins ait existé, chez laquelle la transformation de ces dents d'aspect ancestral en dents, si spéciales, du genre *Centrosqualus* ne se serait réalisée qu'à l'une des mâchoires, la mâchoire inférieure. Ce serait la seule façon d'expliquer l'origine d'une autre forme, également à deux foramens distincts, mais dont les dents supérieures ne peuvent procéder de celles correspondantes de *Centrosqualus* (tandis que ses dents inférieures peuvent en dériver, par simple compression); cette forme c'est le genre *Etmopterus* ([66]). On peut en dire

---

([65]) White, E. G., 1938, tableau VI.

([66]) D'après les figures données par E. G. White (1937, pl. XIV, fig. *b*), l'analogie des dents supérieures avec celles des Synéchodontes serait encore plus grande dans une espèce autre que celle envisagée plus haut : *Etmopterus hillianus*.

autant du genre *Centroscymnus*. Les dents supérieures de ce dernier genre ne diffèrent guère des dents correspondantes d'*Etmopterus* que par un plus grand avancement de leur évolution vers la forme cuspidée par excellence, présentant ainsi un cas de convergence avec les dents antérieures des Odontaspidés. On aurait donc à retenir pour un essai de relation phylogénique des genres considérés jusqu'ici, pour autant que les autres caractères que ceux de la dentition ne s'y opposent pas :



Les mêmes raisons s'opposent à regarder les trois genres de Scymnorhinidés étudiés plus haut — *Scymnorhinus*, *Isistius* et *Somniosus* —, qui sont pourtant aussi à racine dentaire au stade à deux foramens indépendants, comme pouvant provenir, par suite de modifications comprenant la déformation des dents, du genre *Centrosqualus*. Dans leur cas, et surtout dans celui d'*Isistius*, il n'est même guère possible de retrouver dans les dents inférieures la « physionomie » des dents de *Centrosqualus* (qui est la même,nous l'avons vu, que celle de *Squalus*), de sorte que leur origine pourrait être encore différente de celle des genres dont nous avons vu qu'ils avaient du moins des analogies au point de vue de la dentition inférieure, avec *Centrosqualus*.

Bien qu'ils soient certainement très apparentés entre eux, *Scymnorhinus* et *Isistius* présentent beaucoup de différences dont certaines indiquent une divergence dans leurs évolutions respectives : le premier est plus spécialisé par l'apparition de dentelures marginales à la couronne; le second a acquis pour sa part la forme la plus comprimée, il ne présente plus de trace du tablier, l'ouverture du canal médio-externe — le foramen médio-externe —, bien que se situant comme chez *Scymnorhinus* au plafond de la « boutonnière », est orientée vers l'arrière, ce qui suppose une indépendance plus grande du faisceau vasculaire axial par rapport à la dent. Enfin, *Scymnorhinus* possède des foramens latéro-externes et internes alors que ceux-ci sont absents chez *Isistius*, mais ceci ne signifie rien qui soit de nature à empêcher une descendance de l'un par rapport à l'autre.

Les formes à foramens fusionnés en un infundibulum, ou, à l'extrême de l'évolution du système des canaux, en un foramen secondaire, sont moins nombreuses et ce ne seraient que des Squalidés (*Squalus* et *Centrophorus*, parmi les formes examinées) et des Échinorhinidés (*Echinorhinus* et *Cheirostephanus*).

Nous avons déjà vu les raisons de croire à une origine de *Squalus* à partir de *Centrosqualus*, par modification du système des canaux axiaux.

Centrophorus nous est apparu comme une forme à infundibulum, mais la chose n'est pas certaine, car elle repose sur la reconnaissance comme foramen latéro-interne d'une ouverture qui est peut-être en réalité le deuxième foramen médian. Ceci cadrerait mieux avec le rapprochement fait, d'après une certaine ressemblance morphologique étrangère à la dentition, entre *Centrophorus* et *Centrosqualus*, par C. Arambourg ([71]).

([67]) Passage des dents inférieures au facies « *Squalus* ».
([68]) Id. pour les dents supérieures.
([69]) Passage du stade à deux foramens au stade à infundibulum.
([70]) Passage de la forme non comprimée à la forme comprimée.
([71]) Arambourg, C., 1952, p. 167.

Vu le stade évolutif atteint par le système des canaux axiaux (réduit à un seul), ainsi que la constitution générale de la dentition (sans dimorphisme entre mâchoire), des raisons existeraient de croire à un apparentement très étroit de *Echinorhinus* avec *Squalus*, mais il est difficile de croire que son type de couronne, d'ailleurs très spécial, puisse procéder d'une évolution à partir de celle de *Squalus*. Pour la même raison, et bien qu'une évolution parallèle du système des canaux axiaux puisse parfaitement se concevoir, il n'est guère vraisemblable que la forme ancestrale de *Echinorhinus* soit *Centrosqualus*, alors même que la chronologie pourrait aussi y faire penser. Encore moins peut-on songer à un des autres genres envisagés jusqu'ici dans ce paragraphe : ces genres sont aussi à dents inférieures d'un type que *Squalus* a acquis aux deux mâchoires. En sorte que l'origine de *Echinorhinus* serait indépendante de celle de toutes ces formes et peut-être à rechercher dans un groupe ancien, encore peu spécialisé au point de vue dentaire et même peu différencié du type dentaire des Synéchodontidés, groupe dont *Centroscyllium* semble être le représentant attardé. Le fait que *Echinorhinus* a été reconnu comme existant dès l'Éocène inférieur ([72]) permet aussi de le croire. Dans cette hypothèse, il y aurait eu une évolution au point de vue de la constitution du système des canaux axiaux parallèle à celle qui s'est produite dans la série *Centroscyllium-Centrosqualus-Squalus*.

Quant à *Cheirostephanus*, nous avons déjà vu le rapprochement à faire avec *Echinorhinus*, mais il n'est possible ni de faire provenir le premier du second (il a conservé le tablier, divisé en digitations, tandis que ce détail a disparu chez *Echinorhinus*, et le type de couronne semble bien s'y opposer), ni de croire à une relation de parenté inverse (*Echinorhinus* est une forme à dents encore pluricuspidées).

([72]) ARAMBOURG, C., 1952, p. 174.

RÉSUMÉ.

Comme données résultant de l'étude qui précède pour une connaissance plus approfondie de la morphologie dentaire des Squaliformes, il faut relever en premier lieu celles relatives aux variations multiples que peuvent présenter non seulement la forme générale des dents — on les connaissait déjà — mais aussi, et surtout, les détails de structure externe et interne. A ce point de vue, cette nouvelle étude a fait apparaître l'existence de deux séries : celle des formes à foramens axiaux indépendants et celle des formes à infundibulum, ou, dans les cas extrêmes, à foramen secondaire. Malgré les déformations importantes résultant du passage à la forme comprimée, tous les types examinés viennent se ranger dans l'une ou l'autre de ces deux séries.

Outre l'intérêt que ces détails morphologiques présentent en eux-mêmes, surtout pour les descriptions futures de dents fossiles, ils permettent à présent de concevoir l'évolution dentaire des Squaliformes comme ayant suivi une direction divergente de celle des Batoïdes mais à partir d'une même structure primitive : celle des Hybodontoïdes (stade anaulacorhize).

Chez les Squaliformes, cette évolution s'est faite non pas avec ouverture des canaux axiaux, comme chez les Batoïdes, mais déplacement du canal médio-externe jusqu'à son fusionnement avec le canal médio-interne. Au lieu d'une disparition de la cavité pulpaire et des foramens corrélative à l'ouverture des canaux, l'évolution aboutit ainsi, chez les premiers cités, à l'apparition d'un nouveau foramen (foramen secondaire) et d'un nouveau canal d'accès à la cavité pulpaire, laquelle subsiste donc. Ainsi, au lieu de passer comme les Batoïdes au stade « holaulacorhize » par l'intermédiaire d'un stade « hémiaulacorhize, les Squaliformes sont restés, au point de vue dentaire, au stade « anaulacorhize » des Hybodontoïdes ancestraux. Notons à ce propos que le sillon de certains Squaliformes est de néoformation et ne doit pas être confondu avec le sillon des Batoïdes qui, lui, est un vestige des canaux axiaux.

Ceci, s'ajoutant au fait que les Squaliformes ont abandonné la disposition dentaire alternante pour la disposition par chevauchement, ainsi qu'à la conservation chez eux de la cuspidie de la couronne (cuspidie qui s'accentue même dans certains cas), achève de faire de leur lignée une lignée très divergente de celle des Batoïdes, au point de vue de l'évolution dentaire.

Bien que toutes ces données ne concernent que la dentition, on peut en tirer quelques déductions quant à la phylogénie du groupe, en particulier celles basées sur l'impossibilité pour une forme au stade à infundibulum ou à foramen secondaire d'avoir donné naissance à une autre au stade à deux foramens axiaux indépendants. Il y aurait peut-être plus à tirer de cela que ce qui en a été dit plus haut.

Si l'on considère cette fois l'évolution du système des canaux axiaux en remontant jusqu'aux Hybodontoïdes, on en retire cette impression qu'elle ne peut signifier qu'une libération (comme dans le cas des Batoïdes d'ailleurs, mais d'une autre façon) des éléments d'une file dentaire donnée par rapport à son faisceau vasculaire axial, ce qui doit avoir eu pour effet, avantageux pour l'individu, de réduire considérablement les dangers de rupture, par traumatisme, de la continuité de ce faisceau. Mais ceci appelle une remarque. Telle qu'elle apparaît, la série évolutive des Hybodontoïdes aux formes à infundibulum (*Squalus*, etc.) — et il en est de même du passage des Hybodontoïdes aux Batoïdes — est assez graduelle alors même qu'on ne peut prétendre connaître toutes les formes qui ont existé dans le passé, surtout avant le Cénozoïque. Quoi qu'il

en soit, et même si, tenant compte de ce que cette évolution a affecté parallèlement diverses lignées, on admet qu'il a pu, au contraire, y avoir eu des écarts plus importants dans ces lignées considérées séparément, il est déjà difficile de croire que ces modifications successives aient pu constituer chacune un progrès dans la libération du faisceau axial tel qu'il aurait donné prise à la sélection naturelle, car seule une libération complète de ce faisceau par rapport aux éléments d'une file dentaire peut, semble-t-il, répondre au principe d'utilité en évitant les causes de rupture par suite de l'arrachement d'un de ces éléments. De sorte que nous nous trouvons devant un cas à rapprocher de ceux, relatifs à d'autres éléments anatomiques, déjà signalés dans d'autres groupes zoologiques et qui ont été opposés à la thèse des défenseurs de l'orthosélection comme seul facteur déterminant le caractère « orthogénétique » d'une série évolutive.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

BIBLIOGRAPHIE

AGASSIZ, L., 1843-1844, *Recherches sur les Poissons fossiles.* (Neuchâtel.)

ARAMBOURG, C. (avec la collaboration de J. SIGNEUX), 1952, *Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates* (*Maroc, Algérie, Tunisie*). (Service Géologique du Maroc, Notes et Mémoires, n° 92.)

BERTIN, L., 1939, *Essai de Classification et nomenclature des Poissons de la sous-classe des Sélaciens.* (Bull. Inst. Océan., Monaco, n° 775, pp. 1-24.)

BIGELOW, H. B. et SCHROEDER, W. C., 1948, *Fishes of the Western North Atlantic*, 1st part. (Mem. Sears Found. for Marine Res., New-Haven, n° 1, XVII+576 p., 106 fig.)

CASIER, E., 1946, La Faune *ichthyologique de l'Yprésien de la Belgique.* (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., n° 104, 257 p., 6 pl.)

— 1947*a*, *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii.* 1 : *Note préliminaire.* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. XXIII, n° 13.)

— 1947*b*, *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii.* 2 : *Étude comparative des types.* (Ibid., n° 14.)

— 1947*c*, *Constitution et évolution de la racine dentairė des Euselachii.* 3 : *Remarques et conclusions.* (Ibid., n° 15.)

— 1953, *Origine des Ptychodontes.* (Mém. Inst. roy. Sc. nat. Belg., 2e série n° 49.)

— 1958, *Contribution à l'étude des Poissons fossiles des Antilles.* (Mém. Suisses de Paléont., vol. 74, pp. 1-9, 3 pl. hors texte.)

GARMAN, S., 1913, *The Plagiostomia* (*Sharks, Skates and Rays*). (Mem. Mus. Comp. Zoöl, Harvard Coll., Cambridge, Mass., vol. XXXVI, pp. 1-528, 77 pl.)

GARRICK, J. A. F., 1956, *Studies on New Zealand Elasmobranchii.* Part V : *Scymnodalatias n. g. based on Scymnodon sherwoodi* ARCHEY, 1921 (*Selachii*). [Trans. Roy. Soc. New Zealand, vol. 83 (Quarterly Issue), part 3, pp. 555-571, 2 fig. texte.)]

HERRE, A. W. C. T., 1935, *Notes on Fishes in the Zoological Museum of Stanford University.* II : *Two new genera and species of Japanese Sharks and a japanese species of Narcetes.* (Copeia, oct. 15, 1935, n° 3, pp. 122 127, 2 fig. dans le texte.)

JAMES, W. WARWICK, 1953, *The succession of teeth in Elasmobranchs.* (Proc. Zool. Soc. London, vol. 123, pp. II, 419-474, pl. 1-12, 11 fig. dans le texte.)

KERR, T., 1955, *Development and structure of the teeth in the dog fish Squalus acanthias* L. *and Scyliorhinus caniculus* L. (Proc. Zool. Soc. London, vol. 125, part I, pp. 95-114, 4 pl., 2 fig.)

LANDOLT, H. H., 1947, *Ueber den zahnwechsel bei Selachiern.* (Rev. Suisse Zool., Genève, vol. 54, pp. 305-367, 35 fig. dans le texte.)

MÜLLER, J. et HENLE, J., 1841, *Systematische Beschreibung der Plagiostomen.* (Berlin, 200 pp., 60 pl.)

ØRVIG, T., 1951, *Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs.* 1 : *The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general.* (Arkiv för Zoologi, Stockholm, ser. 2, bd 2, n° 2.)

REGAN, C. T., 1908, *A synopsis of the Sharks of the family Squalidae.* (Ann. Mag. Nat. Hist., London, 8th ser., t. II, pp. 39-56.)

SIGNEUX, J., 1950, *Notes Paléoichthyologiques* (suite). III : *Squalidae fossiles du Sénonien de Sahel Alma.* (Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 2e série, t. XXII, pp. 315-319, 1 fig. dans le texte.)

TANAKA, S., 1912, *Figures and description of the Fishes of Japan.* (Tokyo.)

THOMASSET, J.-J., 1930, *Recherches sur les tissus dentaires des Poissons fossiles.* (Arch. Anat., Hist. et Embryol., Strasbourg, t. XI, pp. 1-153.)

WHITE, E. G., 1937, *Interrelationships of the Elasmobranchs with a Key to the order Galea.* (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. LXXIV, art. II, pp. 25-138.)

WOODWARD, A. S., 1918, *On two new Elasmobranch Fishes* (*Crossorhinus jurassicus* sp. nov., *and Protospinax annectans*, gen. et sp. nov.) *from the Upper Jurassic Lithographic Stone of Bavaria.* (Proc. Zool. Soc. London, 1918, pp.231-235, pl. I.)

INDEX ALPHABÉTIQUE

Pages.

Acanthias 7
acanthias (Squalus) 4, 7
Acanthidium **17**
Acanthidium hystricosum 17
Acanthidium rostratum 17
aculeatus (Etmopterus) 10
adonis (Centrophorus) 12
Aetobatis 38
appendiculatus (Centrosqualus) 4, 15, 36
appendiculatus (Squalus) 4

brasiliensis (Isistius) 23, 24
brevipinna (Somniosus) 27
brucus (Echinorhinus) 31

Carcharhinus 43
Centrophorus 8, **12,** 17, 38, 40, 41, 48, 52
Centrophorus adonis 12
Centrophorus granulosus 12
Centrophorus sp. ... ... 4, 12, 13 (fig. 3)
Centroscyllium **17,** 42, 51, 52
Centroscymnus **13,** 39, 40, 42, 51
Centroscymnus coelolepis ... ... 4, 13, 14, (fig. 4)
Centroselachus **18**
Centroselachus crepidater 18
Centrosqualus **15,** 34, 36, 37, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 47, 48, 50, 51, 52
Centrosqualus appendiculatus 4, 15, **16** (fig. 5), 17 (fig. 6), 36
Centrosqualus primaevus 4, **15**
Cheirostephanus **33,** 36, 42, 47, 52
Cheirostephanus hurzeleri ... ... 4, **33** (fig. 18)
Cirrhigaleus 18
coelolepis (Centroscymnus) ... ... 4, 13, 14 (fig. 4)
crenulatus (Somniosus) 30
crepidater (Centroselachus) 18

Dalatias 7, 19, 23
Dalatias licha 19
Dasyatis 43

ECHINORHINIDAE **31**
Echinorhinus **31,** 36, 37, 38, 42, 46, 47, 48, 49, 52
Echinorhinus brucus 31
Echinorhinus priscus ... ... 4, 31, **32** (fig. 17), 50
Echinorhinus spinosus .. .. 4, **31** (fig. 16), 49 (fig. 34)
Etmopterus **10,** 39, 40, 51
Etmopterus aculeatus 10
Etmopterus hillianus 10, 51
Etmopterus niger ... ... 4, 10, **11** (fig. 2)
Euprotomicrus 30

Pages.

Ginglymostoma 34, 35, 38
Ginglymostoma maghrebianum 35
« *Ginglymostoma trilobata* » 7
Goniodus 31
granulosus (Centrophorus) 12

Heteroscymnoides 30
Heteroscymnus 30
hurzeleri (Cheirostephanus) 4
Hybodus 36, 37, 50
hystricosum (Acanthidium) 17

Isistius 3, **23,** 39, 40, 42, 43, 51, 52
Isistius brasiliensis 23, 24
Isistius trituratus 4, 23, 24 (fig. 10), 25 (fig. 11-12), 26 (fig. 13)

Laemargus 27
Leiodon 27
Lepidorhinus **18**
licha (Dalatias) 19
licha (Scymnorhinus) ... ... 4, 19, **20** (fig. 7), 45 (fig. 30)

maghrebianum (Ginglymostoma) 35
microcephalus (Somniosus) .. ... 4, 27, 29 (fig. 15), 41, 42
minor (Squalus) 4, 7

Nebrius 35
niger (Etmopterus) 4, 10, **11**

orpiensis (Squalus) 4, 7
Oxynotus **18**

Palaeospinax 50
Phaenopogon **18**
primaevus (Centrosqualus) 4, **15**
priscus (Echinorhinus) . ... 4, 31, **32** (fig. 17), 50
Pristis 43
Protospinax 50
Pseudoscymnus 23

Raja 37, 43
ringens (Scymnodon) 18
rostratum (Acanthidium) 17
rostratus (Somniosus) ... ... 4, **27,** 28 (fig. 14), 36, 41, 42

Scyliorhinus 50
Scymnodalatias 23
Scymnodon **18**
Scymnodon ringens 18
SCYMNORHINIDAE **19**

Pages.

Scymnorhinus **19,** 40, 42, 44, 47, 48, 51, 52
Scymnorhinus licha ... ... 4, 19, **20** (fig. 7), 45 (fig. 30)
Scymnus 19
Somniosus 8, **27,** 37, 40, 45, 48, 51
Somniosus brevipinna 27
Somniosus crenulatus 30
Somniosus microcephalus ... ... 4, 27, **29** (fig. 15), 41, 42
Somniosus rostratus ... ... 4, **27,** 28 (fig. 14), 36, 41, 42
Spinax 10
spinosus (Echinorhinus) ... ... 4, **31** (fig. 16), 49 (fig. 34)
SQUALIDAE 7
Squalus ... 3, **7,** 17, 34, 36, 37, 39, 41, 42, 43, 46, 47, 48, 51, 52

Pages.

Squalus acanthias 4, 7
Squalus appendiculatus 4
Squalus minor 4, 7
Squalus orpiensis ... ... 4, 7, **9** (fig. 1)
Squalus squamosus 18
squamosus (Squalus) 18
Squatina 34, 37, 43, 50
Synechodus 34, 36, 37, 40, 50, 51

« *trilobata (Ginglymostoma)* » 7
trituratus (Isistius) 4, 23

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION 3
Matériel et technique 4
Liste des abréviations 5

I. — MORPHOLOGIE DENTAIRE DES SQUALIFORMES 7

SQUALIDAE 7
Squalus 7
Etmopterus 10
Centrophorus 12
Centroscymnus 13
Centrosqualus 15
Acanthidium 17
Centroscyllium 17
Centroselachus 18
Oxynotus 18
Scymnodon 18
Lepidorhinus 18

SCYMNORHINIDAE 19
Scymnorhinus 19
Isistius 23
Somniosus 27

ECHINORHINIDAE 31
Echinorhinus 31
Cheirostephanus 33

II. — LES TRANSFORMATIONS STRUCTURALES DENTAIRES DANS LE SOUS-ORDRE DES SQUALIFORMES 34
Modifications du système des canaux axiaux de la racine 34
Autres modifications de la cavité pulpaire et des canaux 38
Modifications d'autres caractères morphologiques 42

III. — REMARQUES ET CONCLUSIONS 43
Données relatives aux modifications de la cavité pulpaire et des canaux dentinaires 43
Conclusions à tirer de l'évolution des canaux axiaux de la racine pour une explication de celle du système de fixation et de vascularisation des files dentaires 45
Quelques données pour la phylogénie des Squaliformes 50

RÉSUMÉ 54

BIBLIOGRAPHIE 57

INDEX ALPHABÉTIQUE 59